Klebahn

Grundzüge der allgemeinen Phytopathologie

Grundzüge

der

allgemeinen Phytopathologie

von

Professor Dr. H. Klebahn

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12 a
1912

Buchdruckerei des Waisenhauses in Halle a. d. S.

Inhalt

Einleitung.

Phytopathologie ist die Lehre von den Krankheiten der Pflanzen. Als Krankheit kann man jede Abweichung vom normalen Verlauf der Lebensvorgänge bezeichnen, die in dem Sinne stattfindet, daß das Leben des Organismus oder seiner Teile dadurch bedroht wird.

Die Aufgaben der Phytopathologie bestehen darin, die Krankheiten zu beschreiben und ihre charakteristischen Symptome festzustellen (Symptomatik), die Krankheitsursachen zu ermitteln (Ätiologie) und Heilmittel oder Vorbeugungsmaßregeln zu erproben (Therapie und Prophylaxis). Die Lösung der ersten beiden Aufgaben bildet den eigentlichen Bereich der reinen Phytopathologie. Die dritte Aufgabe gehört in das Gebiet der angewandten Wissenschaft und stellt sich in den Dienst des praktischen Pflanzenbaues. Da ein eigentliches Heilen erkrankter Pflanzen nur in beschränktem Sinne möglich ist, so ist die Vorbeugung oder Prophylaxis die für die Praxis wichtigere Aufgabe. Eine erfolgreiche Bekämpfung der Krankheiten ist im allgemeinen nur möglich, wenn die Ursachen bekannt sind. Die Erkenntnis der Ursachen ergibt in vielen Fällen wichtige Winke für die Bekämpfung; in anderen zeigt sie die Grenzen an, innerhalb deren die Bekämpfung möglich ist.

Die nachfolgende Darstellung soll nur die reine Pathologie behandeln. Therapeutische und prophylaktische Maßnahmen werden nur gelegentlich erwähnt werden.

Um zu einem Überblick über die große Mannigfaltigkeit der Krankheitserscheinungen zu kommen, ist es notwendig, dieselben nach bestimmten allgemeinen Gesichtspunkten einzuteilen und zu ordnen. Den Anforderungen einer wissenschaftlichen Darstellung genügt am besten eine Einteilung nach den Krankheitsursachen, denn nur, wenn die Ursachen bekannt sind, kann man ein richtiges Urteil über die Krankheit und ihren Verlauf gewinnen, sowie

das wirklich Gleichartige aus der Mannigfaltigkeit herausfinden. Auch sind die Ursachen zahlreich und bis zur Einteilung ins einzelne geeignet. Die Einteilung nach dem äußeren Krankheitsbild führt zu keinem befriedigenden Ergebnis, weil dieselbe Wirkung nicht selten durch sehr verschiedenartige Ursachen hervorgebracht wird. Eine Einteilung nach den gestörten Lebensvorgängen, den Vorgängen des Stoffwechsels, des Wachstums, der Fortpflanzung und den Reiz- und Bewegungserscheinungen, ist deshalb nicht durchführbar, weil es meist der Stoffwechsel ist, der durch die Krankheit zunächst beeinflußt wird, und weil Störungen des Stoffwechsels Störungen der anderen Funktionen nach sich ziehen. Für praktische Zwecke ist eine Einteilung nach den befallenen Pflanzen sehr geeignet. Aber sie trennt Verwandtes, führt zu Wiederholungen und erschwert die Darstellung der allgemeinen Gesichtspunkte.

Als Krankheitsursachen sind zu unterscheiden:

1. Die die Pflanze umgebende leblose Welt, und zwar:
   a) die chemischen und physikalischen Verhältnisse des Bodens,
   b) die Vorgänge in der Atmosphäre.

      Hier lassen sich die aus den Kulturbetrieben des Menschen entspringenden Schädigungsursachen, wie Rauchgase, Abwässer usw. anreihen.
2. Wunden. Dieselben sind zwar keine primäre Krankheitsursache, sondern selbst von Vorgängen entweder in der leblosen oder in der belebten Welt abhängig, aber in ihren Folgeerscheinungen so gleichartig, daß es sich empfiehlt, sie gesondert zu betrachten.
3. Andere lebende Organismen, und zwar:
   a) parasitische Pflanzen,
   b) Tiere.
4. Innere Zustände der Pflanzen, und zwar:
   a) im Stoffwechsel gebildete Giftstoffe oder Enzyme,
   b) nicht näher bekannte Konstitutionsverhältnisse des Protoplasmas, die zur Entstehung von Bildungsabweichungen führen.

Krankheiten, deren Ursache man noch nicht kennt, würden nach dieser Gruppierung anhangsweise anzuführen sein.

Scharfe Definitionen zu geben und scharfe Grenzen zwischen

den einzelnen Gruppen zu ziehen, ist kaum möglich. Der Zustand der Krankheit ist kein absoluter, sondern es gibt zwischen der vollen Gesundheit, dem Kränkeln durch ungünstige Umstände und dem völligen Hinsiechen durch ernste Ursachen alle Übergänge. Das Abfressen von Pflanzenteilen durch Tiere kann man nicht Krankheit nennen, wenngleich ein geschwächter Zustand daraus entstehen kann; aber zwischen dem Abgrasen einer Weide durch Vieh und dem Wirken winziger Maden in Achsenorganen, das zum Absterben der ganzen Pflanze führen kann, ist nur ein gradueller Unterschied. Scharf bestimmt ist das Krankheitsbild in der Regel, wenn Parasiten die Ursache sind; doch kommen Fälle vor, wo der Befall so schwach ist, daß der Schaden den Namen einer Krankheit kaum verdient. Es gibt außerdem Übergänge vom parasitischen Befall zu friedlichem oder für die befallene Pflanze sogar nützlichem Zusammenleben mit dem fremden Organismus (Symbiose), wie sie die verpilzten Lolium-Früchte, die Mykorrhizen, die Wurzelknöllchen der Leguminosen usw. zeigen. Noch auf eine andere Weise entsteht eine Erschwerung der Unterscheidung zwischen dem normalen und dem abnormen Zustande durch das Interesse der pflanzenzüchtenden Menschen. Die Erscheinungen des Blumenkohls, der Knollen des Kohlrabis, der gefüllten Blumen sind, wenn man die Pflanze als Selbstzweck betrachtet, krankhafte Zustände oder wenigstens Abnormitäten. Vom Standpunkte des Züchters aber sind sie das erwünschte Verhalten; jeder Rückschlag zum Normalen wird ausgemerzt und wie eine Krankheit bekämpft.

Was die Krankheitsursachen betrifft, so ruft nur selten einer der Faktoren für sich allein eine Krankheit hervor. Kein Pilz infiziert ohne bestimmte Witterungsverhältnisse. Oft ermöglicht erst die eine Ursache, daß die andere in Wirksamkeit tritt; aber ohne die zweite würde keine Krankheit entstehen. Frost, beißende Tiere oder andere Ursachen erzeugen Wunden, in die Wunden dringen Pilze ein und rufen eine Krankheit hervor. Ohne den Pilz würde die Wunde normal verheilen; ohne die Wunden würde der Pilz sich nicht ansiedeln können. In solchen Fällen ist eine die Krankheit vorbereitende und eine den Verlauf derselben bestimmende Ursache zu unterscheiden (1).*)

---

*) Die Zahlen beziehen sich auf die am Schlusse folgenden Anmerkungen.

Chemische Verhältnisse des Bodens als Krankheitsursachen.

In der Lehre vom Stoffwechsel wird gezeigt, daß das Gedeihen der Pflanzen, abgesehen von dem Einflusse anderer Faktoren, von dem Vorhandensein einer Reihe ganz bestimmter Stoffe im Erdboden direkt abhängig ist. Es sind im wesentlichen diejenigen Substanzen, die man in veränderter Form in der Asche der Pflanzen wiederfindet, nämlich Salze des Kaliums, des Calciums, des Magnesiums, des Eisens, der Phosphorsäure und der Schwefelsäure, außerdem aber Verbindungen des Stickstoffs, der nicht in der Asche zurückbleibt, sondern beim Verbrennen der Pflanzensubstanz in die Luft geht. Fehlt auch nur ein einziger dieser Nährstoffe, so findet das Wachstum nur insoweit statt, als die in der Pflanze bereits vorhandenen Stoffe, z. B. die in dem ausgesäten Samen enthaltenen, dies zulassen (2).

In gewissen Böden kann von vornherein ein Mangel an den erforderlichen Nährstoffen vorhanden sein. Beim landwirtschaftlichen Pflanzenbau entzieht jede Ernte dem Boden einen Teil des Nährstoffkapitals, so daß nach einer gewissen Zeit an einem oder mehreren Nährstoffen Mangel eintreten kann, der die Ursache eines schlechten Gedeihens der Pflanzen wird. Es ist der Zweck der Düngung, die dem Boden entzogenen Stoffe wieder zu ersetzen.

Die Höhe der Ernte hängt von demjenigen Nährstoff ab, der jeweilig in geringster Menge vorhanden ist (Gesetz des Minimums). Sie steigt bei genügender Menge der übrigen Substanzen mit der Zunahme dieser einen. Sie steigt überhaupt mit der Menge der Nährstoffe, aber nur bis zu einer gewissen Grenze. Zu hohe Mengen einzelner oder der gesamten Nährstoffe können Schädigungen hervorrufen. Die erhöhte Konzentration der Lösungen im Boden erschwert die Wasseraufnahme; wenn auch die Pflanze imstande ist, sich durch Erhöhung des Turgordrucks ihrer Zellen dem osmotischen Druck der Lösungen bis zu einem gewissen Grade anzupassen, so ist doch auf alle Fälle zur Erlangung des Wassers und der Nährstoffe ein größerer Energieaufwand nötig. Schädliche Wirkungen entstehen außerdem mitunter dadurch, daß alle Düngemittel, namentlich die künstlichen, außer den Nährstoffen noch andere Bestandteile enthalten, die bei zu hoher Konzentration giftig wirken können.

Bemerkenswert ist eine neuerdings von M. Whitney (3) aufgestellte Theorie über Bodenfruchtbarkeit, nach welcher die Pflanze Selbstgifte in den Boden abscheidet, die durch Humifizierung, durch Stalldünger, Gründüngung, gewisse künstliche Dünger usw. wieder verschwinden sollen. Man wird sich gegen diese Lehre einstweilen skeptisch verhalten müssen. Die gelegentlich gemachten guten Erfahrungen mit langjähriger Kultur derselben Pflanze auf demselben Boden, man denke auch an die Waldbäume, sprechen nicht im Sinne von Whitney. Wo eine Müdigkeit des Bodens durch längere Kultur derselben Pflanze auftritt, ist in vielen Fällen das Überhandnehmen von Parasiten die Ursache, mitunter wohl auch trotz Whitney die Verarmung des Bodens an einzelnen Nährstoffen.

Allgemeiner Nährstoffmangel führt zum Kleinbleiben der Pflanzen. Wassermangel kann dasselbe Resultat haben. Zwergwuchs kann aber auch als erbliche Eigenschaft auftreten oder mit Bakterieninfektion zusammenhängen, z. B. bei der von de Vries als Mutation aufgefundenen *Oenothera nanella* (4).

Über die Funktion der einzelnen Nährstoffe ist sehr wenig bekannt; es kann daher auch wenig darüber gesagt werden, welche Wirkung ein Mangel oder Überfluß an den einzelnen Nährstoffen hervorbringt.

Das **Kalium** findet man zusammen mit Magnesium namentlich auch in den Meristemen der Pflanzen und im Mesophyll der Blätter, und die Vermutung hat viel für sich, daß es am Aufbau des Protoplasmas beteiligt ist. Jedenfalls spielt es eine sehr wichtige Rolle, da die Pflanzen bei Kalimangel wesentlichen Schaden leiden. Ob es auch für die Bildung der Stärke und bei der Wanderung und Umlagerung der Kohlehydrate notwendig ist, steht wohl nicht genügend fest. Man hat dafür geltend gemacht, daß stärke- und zuckerreiche Knollen viel Kali enthalten und im Dünger viel Kali gebrauchen (Kalizehrer), daß aus sommerdürren Blättern Stärke und Kali gleichzeitig auswandern, während die Proteïnstoffe und die Phosphorsäure zurückbleiben, ferner, daß Kalimangel die Bildung und die Umlagerung der Reservestoffe hemme, die davon abhängige Bildung neuer Triebe unterdrücke, und daß in solchen Fällen durch Kaligaben mitunter rasch Abhilfe geschaffen werden könne. An Getreidepflanzen soll durch Kalimangel die Ausbildung der grünen Teile (des Strohs) auf Kosten der Körner, bei Rüben

die Ausbildung des Krauts auf Kosten der Knollen gefördert werden. Bei Rüben, Kartoffeln, Buchweizen usw. hat man an dem Laub charakteristische Merkmale des Kalihungers gefunden (5). Die neugebildeten Internodien sind verkürzt, die Blätter krümmen sich konvex, so daß die gewölbte Seite nach oben kommt (Fig. 1*a*), es treten gelbliche, schnell braun werdende, manchmal auch in weiß übergehende Flecken (Fig. 1*b*) auf ihnen auf, zunächst in der Nähe des Randes, dann auch über die ganze Fläche verbreitet, während die Adern und deren nächste Umgebung grün bleiben. Später vertrocknen die Blätter unter Braunfärbung; Blüten- und Fruchtbildung bleiben entsprechend gering. Mitunter sterben einzelne Pflanzen vorzeitig ab.



a *b*

Fig. 1. Kalimangel an Tabak (*a*) und an Buchweizen (*b*).
(Nach Wilfarth und Wimmer, Z. f. Pflanzenkr. 1903.)

Ob die erwähnten Erscheinungen unbedingt zuverlässige Symptome des Kalihungers sind, mag an dieser Stelle dahingestellt bleiben. Es fragt sich, ob sie bei denselben Pflanzen beim Wechsel der übrigen Ernährungsbedingungen immer in derselben Weise auftreten und ob sie sich bei anderen Pflanzen in ähnlicher Weise finden. Die für den Mangel anderer Nährstoffe charakteristischen Symptome sind nicht genügend bekannt, um einen sicheren Vergleich zuzulassen. Ähnliche Veränderungen des Laubes, insbesondere Fleckenbildungen, können auch durch andere Ursachen, z. B. Rauchschäden oder parasitäre Einflüsse, hervorgerufen werden. Jedenfalls wird es nicht leicht sein, die Symptome

so zu charakterisieren, daß Kalimangel mit Sicherheit daran erkannt und von anderen Ursachen unterschieden werden kann.

Es ist auch behauptet worden, daß Kalimangel eine Disposition für den Befall durch tierische und pflanzliche Parasiten hervorrufe. Blattläuse und Pilze sollen z. B. an Senf, der an Kalimangel litt, stärker aufgetreten sein als an normalen Pflanzen; Rüben und Kartoffeln sollen bei Kalimangel zur Fäulnis der Wurzeln und Knollen neigen.

Überfluß an Kalium kommt unter den natürlichen Verhältnissen nicht leicht vor; bei künstlicher Düngung verbietet sich die zu starke Kalidüngung schon durch die Kosten. Außerdem wird Kali in ziemlich hohem Grade im Boden festgehalten und den Pflanzen daher nicht leicht in zu hoch konzentrierter Lösung geboten. Wenn bei der zu reichlichen Anwendung kalihaltiger Düngemittel Schäden beobachtet werden, so beruhen diese in der Regel auf den Nebenbestandteilen, insbesondere auf dem Gehalte an Kochsalz, an Chlor überhaupt, und an Magnesium-Verbindungen.

Das **Calcium** (6) fehlt in den Vegetationspunkten, findet sich dagegen in den älteren Organen. Manche niedere Organismen bedürfen desselben nicht. Es scheint daraus zu folgen, daß es beim Aufbau des Protoplasmas nicht beteiligt ist. Man hat eine Bedeutung des Calciums darin gesucht, daß es die Phosphate zuführe und die Oxalsäure, die ein schädliches Nebenprodukt des Stoffwechsels ist, in unlöslicher Form abscheide. Bei Calciummangel zeigen sich verschiedenartige Erkrankungserscheinungen, ohne daß es möglich wäre, ganz bestimmte, charakteristische Symptome namhaft zu machen. Daß es sich dabei zum Teil um Oxalatvergiftungen handle, wird mehrfach angenommen. Bildung brauner Flecken auf den Blättern, mitunter mit Einknicken der Blattstiele, Gelb- und Braunwerden der Blattspitzen bei Nadelhölzern, Absterben der Wurzelspitzen an Wasserpflanzen sind als Folgen von Kalkhunger bemerkt worden, Erscheinungen, die noch weniger charakteristisch sind, als die oben erwähnten Folgen des Kalihungers. Einen disponierenden Einfluß soll Kalkmangel auf die Entstehung des Wurzelbrandes der Rüben ausüben (7).

Daß Überfluß an gebundenem Kalk im Boden, insbesondere an kohlensaurem Kalk, eine direkt schädliche Wirkung auf die Pflanzen ausüben könnte, wird man bezweifeln können;

wenn es der Fall wäre, müßten die aus kalkhaltigen Gesteinen hervorgehenden Böden, wenn sie nicht sehr stark ausgewaschen sind, für Pflanzenwuchs überhaupt ungeeignet sein. In besonderen Fällen mag durch das Zusammenwirken mehrerer Umstände eine schädliche Wirkung zustande kommen. Kalkdüngung soll das Auftreten der Herz- und Trockenfäule der Rüben fördern. Es liegen ferner mehrere Beobachtungen vor, daß die Gelbsucht (Chlorose oder Icterus) des Weinstocks auf Böden mit hohem Kalkgehalt auftrat (8). Wenn es in einzelnen Fällen gelang, dem Schaden durch Düngung mit Eisenvitriol abzuhelfen, obgleich der Boden genügend eisenhaltig war, so weist das darauf hin, daß es sich um verwickeltere Verhältnisse gehandelt hat. Überhaupt ist die Kalkfrage ein ziemlich komplexes Problem, auf das hier um so weniger eingegangen werden kann, als die betreffenden Gegenstände mehr in die Gebiete der Bodenkunde und der Pflanzenernährungslehre gehören.

Ungebundener, d. h. gebrannter oder gelöschter Kalk, wirkt seiner ätzenden Eigenschaften wegen natürlich schädlich auf die Vegetation ein, und wenn man ihn seiner kräftigen Wirkung auf den Boden wegen in Anwendung bringen will, muß dies mit den nötigen Vorsichtsmaßregeln geschehen.

Das **Magnesium** scheint wie das Kalium beim Aufbau des Protoplasmas beteiligt zu sein; es ist als Bestandteil von Eiweißkristallen nachgewiesen worden und spielt anscheinend bei der Frucht- und Samenbildung eine Rolle. Als Symptome des Magnesiummangels sind angegeben worden Blaßfärbung der Blätter, blaßgelbgrüne Färbung des Chlorophylls, geringer Stärkeeinschluß in demselben, gelbe bis orangefarbige Flecken auf den Blättern, orangefarbige Spitzen am Laub der Nadelhölzer, rotfleckige Stengel, verkürzte Internodien, Hemmung der Blattentfaltung, Abfallen der Blätter von unten her (9). In der landwirtschaftlichen Praxis tritt Magnesiummangel nicht leicht ein, die Kalidünger (Kainit usw.) enthalten genügende Magnesiummengen. Zu reichliche Mengen von Magnesiumverbindungen rufen geradezu Vergiftungserscheinungen hervor. Es können daher reichliche Kalidüngungen durch die begleitenden Magnesiumsalze schädlich wirken. Durch bestimmte Mengen von Kalk wird die schädliche Wirkung des Magnesiums aufgehoben (10).

Das **Eisen** steht in einer eigentümlichen, aber nicht näher

bekannten Beziehung zur Ausbildung des Chlorophylls. Es ist zwar kein Bestandteil desselben, aber in Pflanzen, die mit ungenügenden Eisenmengen heranwachsen, wird der Chlorophyllfarbstoff, obgleich die Chlorophyllkörper vorhanden sind, nicht ausgebildet (11). Die Erscheinung wird als „Chlorose“ bezeichnet. Begießen mit verdünnter Eisenlösung, ja selbst Bestreichen der chlorotischen Teile mit einer Eisenlösung kann, wenn diese noch jung genug sind, zum Ergrünen führen. Übrigens sind nur sehr geringe Eisenmengen nötig, um das Ergrünen zu bewirken, und es dürften daher die im natürlichen Boden wachsenden Pflanzen nur in seltenen Fällen aus Eisenmangel chlorotisch werden. Es gibt aber eine Reihe von ähnlichen, auf ganz anderen und zum Teil unbekannten Ursachen beruhenden Erscheinungen, von denen an anderen Stellen dieser Darstellung noch die Rede sein wird. Zu große Eisenmengen im Boden scheinen unter Umständen giftige Wirkungen auszuüben. Der nordwestdeutsche Landwirt liebt die eisenschüssigen Schichten, die als „Knick“ bezeichnet werden und sich in einer gewissen Tiefe unter der Ackerkrume befinden, keineswegs. Direkt schädlich werden kann Eisenvitriol, wenn es dauernd in größerer Menge dem Boden zugeführt wird, und das in Verbindung mit der Moorbildung mitunter auftretende Eisensulfid, das in Vitriol übergeht, wobei die Schwefelsäure der wirksame Faktor sein dürfte (12).

Der **Phosphor** ist ein Bestandteil des Protoplasmas, der eiweißartigen Substanzen, der Kristalloide und Globoide in den Aleuronkörnern usw. Er ist daher ein unentbehrlicher Nährstoff. Seine Aufnahme erfolgt nur in Form der an Metalle gebundenen Phosphorsäure. Mangel an Phosphaten im Boden ist eine nicht seltene Erscheinung und ungenügendes Gedeihen damit verknüpft; insbesondere macht sich das Fehlen derselben in mangelhafter Blüten- und Samenbildung bemerkbar. Auf den Blättern phosphorhungriger Pflanzen treten Flecken auf, die anfangs rötlich sind und später schwarzbraun werden. Im übrigen sind die Blätter dunkelgrün, da die Chlorophyllbildung durch den Phosphorsäuremangel nicht gestört werden soll. In anderen Fällen werden die Blätter schließlich tief orangerot. An Kiefernnadeln hat man violette bis braune Färbungen beobachtet (13). Ob diese Erscheinungen in allen Fällen dieselben sind und als sichere Symptome gelten können, kann mit Fug bezweifelt werden.

Schädigungen durch Phosphorsäureüberschuß können höchstens dann eintreten, wenn Superphosphate auf an und für sich schon sauren Böden als Düngemittel gegeben werden. Im allgemeinen wird die freie Phosphorsäure durch die basischen Bestandteile des Bodens, Kalk, Magnesia, Eisen, Aluminium, rasch in eine schwerlösliche und daher unschädliche Form gebracht.

Auch der **Schwefel** gehört als Bestandteil der Eiweißverbindungen zu den unentbehrlichen Nährstoffen. Er wird in Form von Sulfaten aufgenommen, die selten im Boden ganz fehlen, übrigens in manchen künstlichen Düngemitteln dem Boden zugeführt werden. Schwefelhungernde Pflanzen bleiben in der Entwickelung zurück und setzen mangelhaft Frucht an. Charakteristische Symptome des Schwefelhungers sind kaum bekannt, ebensowenig Wirkungen zu reichlicher Schwefelnahrung. Gewisse Sulfide, Sulfate mit sauren Eigenschaften und auch der reine Schwefel üben Giftwirkungen aus und finden aus diesem Grunde in der Schädlingsbekämpfung Anwendung.

Das **Chlor** wird im allgemeinen nicht für einen notwendigen Nährstoff gehalten; es soll aber nach Nobbe (14) für den Buchweizen nicht entbehrlich sein und hier im Falle des Fehlens die Stärkeleitung herabsetzen und abnorme Zustände (Dickfleischig- und Brüchigwerden, sowie Krümmungen der Blätter usw.) hervorrufen. Ein Übermaß von Chloriden im Boden wirkt dagegen auf die meisten Pflanzen schädigend ein. Es erklären sich dadurch die übeln Nebenwirkungen, welche die Anwendung der Kali-Düngesalze, namentlich der Rohsalze, gelegentlich mit sich bringt, ebenso gewisse Wirkungen der städtischen Abwässer auf Rieselfeldern, des Latrinendüngers, sowie die Beeinflussung der Vegetation durch das Meerwasser oder das brackische Wasser der Flußmündungen.

Der **Stickstoff** ist als entscheidender Bestandteil des Protoplasmas und aller eiweißartigen Verbindungen ein ganz unentbehrlicher Pflanzennährstoff. Den Stickstoff der Luft vermögen nur einzelne niedere Organismen und mit Hilfe von solchen die Papilionaceen und vielleicht wenige andere höhere Pflanzen zu assimilieren. Die meisten Pflanzen sind auf die im Boden enthaltenen Nitrate oder auf die Ammoniumsalze, die durch Bakterienwirkung in Nitrate übergehen, als Stickstoffquellen angewiesen. Mangel an Stickstoff, der wegen der Unbeständigkeit und

leichten Auswaschbarkeit der Nitrate leicht eintritt, ruft im allgemeinen nur Kleinerbleiben der Pflanzen hervor. Sie können auch blühen und Frucht bringen, aber alles in vermindertem, durch den verfügbaren Stickstoff bestimmtem Maße. In einzelnen Fällen mögen allerdings auch spezifische Wirkungen eintreten. Bei Rüben, Buchweizen, Kartoffeln hat man gelbliche Blattfärbung und Vertrocknen der Blätter unter bräunlich-gelber Färbung beobachtet. Farnprothallien (15) bildeten in stickstofffreien Nährlösungen kein Meristem und keine Archegonien. Sorauer (16) erwähnt sogar Taubblütigkeit und Unfruchtbarkeit, kernlose Früchte, Abwerfen von Früchten und selbst Dornenbildung unter den Wirkungen des Stickstoffmangels. Ob dieser aber die primäre oder die alleinige Ursache der genannten Erscheinungen ist, erscheint doch zweifelhaft. Sorteneigentümlichkeiten oder andere Verhältnisse dürften eine Neigung zu der betreffenden Veränderung bedingen, deren Auftreten dann allerdings durch den Nahrungsmangel beeinflußt werden könnte.

Überreichliche Stickstoffernährung (17), wie sie auf Rieselfeldern oder durch starke Salpeterdüngung eintreten kann, fördert in erster Linie die Entwickelung der vegetativen Organe; sie verzögert die Blüten- und Fruchtbildung, sowie die Reife der Samen. Das weicher bleibende Laub soll dem Angriff von Pilzen in höherem Grade ausgesetzt sein. An Obstbäumen will man eine stärkere Frostempfindlichkeit, am Weinstock eine größere Neigung zum Befall durch die Reblaus bemerkt haben. Bei Runkelrüben ist eine Steigerung der gesamten Erntemasse, aber eine Verminderung des Zuckergehalts beobachtet worden, an Kartoffeln hat man eine stärkere Entwickelung der Blattspreiten in Verbindung mit geringerer Stärkespeicherung gefunden. Manche dieser Angaben beruhen wohl nur auf gelegentlichen Beobachtungen, und es ist fraglich, ob alle beeinflussenden Vorbedingungen genügend beachtet sind. Experimentell und systematisch ist die ganze Frage wohl kaum in Angriff genommen worden; es muß auch zugegeben werden, daß die Durchführung der erforderlichen Versuche einen großen Aufwand von Pflanzenmaterial, Hilfsmitteln und Arbeitskraft erfordern würde. Oft beobachtet und wohl sicher ist, daß das Lagern des Getreides infolge von starker Stickstoffdüngung auftritt (18).

Man hat auch versucht, eine Anzahl ganz bestimmter Krankheitserscheinungen teils speziell auf zu reichliche Stickstoffnahrung,

teils überhaupt auf eine zu reichliche Nährstoffzufuhr zurückzuführen, z. B. die Kräuselkrankheit und die Eisenfleckigkeit an Kartoffeln, die Schorfkrankheiten an Knollenpflanzen, die Maserköpfe (19) an Bäumen, manche Bildungsabweichungen usw. Auch hier handelt es sich offenbar um Erscheinungen, die durch die Ernährung im weitesten Sinne, vielleicht nicht bloß durch den verfügbaren Stickstoff beeinflußt werden. Aber es muß doch wohl in den meisten Fällen, wie schon oben bemerkt wurde, daneben noch eine spezifische Ursache gesucht werden, welche die pathologische Veränderung in bestimmte Bahnen lenkt, seien es parasitäre Einflüsse, wie wohl meist bei den Schorfkrankheiten, oder Sorteneigentümlichkeiten und besondere Anlagen, wie bei den teratologischen Erscheinungen, oder noch andere unbekannte Verhältnisse. Interessant ist in diesem Sinne der Einfluß, den nach de Vries die Ernährung auf das Auftreten gedrehter Individuen in der von ihm gezüchteten, zur Zwangsdrehung neigenden Rasse von *Dipsacus silvestris* aus übt (20). Jedenfalls sollte die Forschung sich mit der vermeintlich gefundenen Ernährungsstörung nicht beruhigen, sondern entweder experimentell deren alleinige Ursächlichkeit erweisen oder weitere Ursachen zu finden suchen.

Physikalische Verhältnisse des Bodens als Krankheitsursachen.

Von großer Bedeutung für das Gedeihen der Pflanzen sind die physikalischen Verhältnisse des Bodens. Ein günstiger Boden muß das Eindringen und das Wachstum der unterirdischen Teile, insbesondere der Wurzeln ermöglichen, die Befestigung derselben gestatten, Wasser in genügender Menge darbieten, daneben aber soviel Luft enthalten, daß nicht nur die Pflanzenwurzeln in ausreichender Weise atmen können, sondern auch die biologischen Prozesse im Boden, die für die Erhaltung guter Bodeneigenschaften wichtig sind, sich in erfolgreicher Weise abspielen können. Alle Abweichungen in der einen oder der anderen Richtung können Ursachen von Schädigungen der Pflanzen werden (21).

Die physikalischen Verhältnisse des Bodens stehen in einem ziemlich verwickelten Abhängigkeitsverhältnis zu der mechanischen und chemischen Zusammensetzung des Bodens. Überwiegender Gehalt an **sandigen Bestandteilen,** insbesondere an Quarzsand, macht

den Boden locker und durchlässig für Wasser und Luft, verringert aber seine absorbierende Kraft. Ein solcher Boden läßt, vorausgesetzt, daß der Untergrund kein Hindernis bietet, die atmosphärischen Niederschläge leicht hindurchsinken und enthält daher stets genügend Atemluft, aber anderseits bringt er in trockenen Zeiten die Pflanzen in Gefahr, an Wassermangel zu leiden. Er bindet an der Oberfläche der Körner nur wenig Nährstoffe, wird leicht ausgewaschen und gibt daher den Pflanzen oft keine genügende Ernährung.

Böden mit überwiegend **tonigen Bestandteilen** haben zwar wegen der Feinheit der zusammensetzenden Teile und wegen der kolloidalen Eigenschaften derselben eine große Oberfläche, hohe wasserhaltende Kraft und das Vermögen, reichliche Nährstoffmengen in sich zu speichern, so daß sie reiche Ernten ergeben können, daneben aber andere Eigenschaften, die leicht zu Schädigung der Vegetation führen. Naß werden sie schmierig, verlieren die Krümelstruktur und damit den Luftgehalt; sie sind in diesem Zustande „kalte“ Böden, die sich schwer erwärmen. Den Pflanzenwurzeln kann es an Atemluft fehlen, die Verwesung der organischen Reste, des eingebrachten Düngers findet langsam statt, es entstehen saure Fäulnisprodukte. Trocken verkleben tonige Böden oft zu steinharten Massen, die das Eindringen der Wurzeln unmöglich machen.

Auch der dritte Bodenbestandteil, die organischen Reste und der daraus hervorgehende **Humus**, hat neben wertvollen Eigenschaften solche, die schädlich werden können. Infolge seiner kolloidalen Eigenschaften vereinigt der Humus wasserhaltende Kraft mit der Absorption der Nährstoffe, und er ist daher in hohem Grade geeignet, sandige Böden bindiger und wertvoller zu machen, während er in schweren tonigen Böden die Bindigkeit herabsetzt und sie lockerer macht. Humus ist stets vorteilhaft, wenn er gehörig mit Mineralsalzen (Kalk, Kali) abgesättigt ist (sog. milder Humus), und wenn eine regelrechte Verwesung desselben stattfinden kann. Hemmen aber entweder zu große Nässe mit Mangel an Durchlüftung oder zeitweilige Trockenheit die Verwesung, so kommt es zu Humusansammlungen (Moore, Torf, Rohhumus), es entstehen Humussäuren, die, wenn sie auch vielleicht keine echten Säuren sind, sich doch den Basen gegenüber ähnlich wie Säuren verhalten und ähnlich wie Säuren die Vegetation schädigen können. Boden, welcher sauren Humus enthält, ist zugleich arm

an Nährstoffen, da diese löslich gemacht werden und mit dem Sickerwasser aus dem Boden verschwinden. Eine Begleiterscheinung des Rohhumus ist der Ortstein, ein durch abgeschiedenen Humus und Eisenhydroxyd verkitteter Sandstein, der als zusammenhängende Schicht (*c*, Fig. 2) unter dem oberflächlichen ausgelaugten „Bleichsand“ unserer Heideböden lagert und die Pflanzenwurzeln nicht eindringen läßt (22).

Die besonderen Bodenarten wärmerer Klimate, z. B. die in ihrem Wesen noch wenig bekannten Laterite, ergeben noch weitere Schwierigkeiten für den Anbau der Kulturgewächse, auf die hier einzugehen zu weit führen würde.

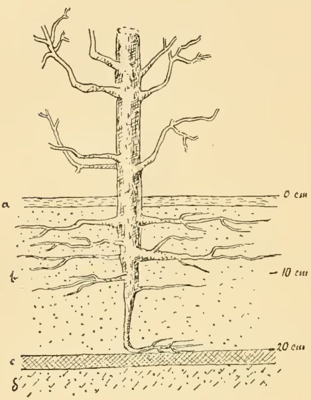


Fig. 2. Ortsteinkiefer.
a Rohhumus, *b* Bleichsand (Bleisand), *c* Ortstein, *d* gelber Sand.
(Nach Graebner, Handbuch der Heidekultur.)

Die erwähnten übeln Eigenschaften der Hauptbodenarten sind nicht in allen Fällen Ursachen von Schädigungen der Pflanzen. Es gibt vielmehr für jede Bodenart Pflanzen, die sich angepaßt haben und im Naturzustande unter Verdrängung der übrigen auf ihr sich wohl fühlen, die Pflanzen der dürren Sandböden, der Heiden, der Moore und Sümpfe usw. Schäden treten hervor, wenn diese Böden für Kulturpflanzen in Betrieb genommen werden. Das schließt aber wiederum nicht aus, daß selbst die scheinbar ungeeignetsten Böden durch zweckmäßige Behandlung in vorzügliche Kulturböden umgewandelt werden können.

Auch kann man nicht sagen, daß ganz spezifische Krankheiten durch ungünstige Bodeneigenschaften hervorgebracht werden. Es handelt sich vielmehr im wesentlichen um eine Beeinflussung des Allgemeinbefindens. Daß unter Umständen gewisse Bodenverhältnisse, z. B. zu große Nässe auf schweren Böden, das Auftreten ganz bestimmter Infektionskrankheiten wesentlich fördern können, wie z. B. für den Wurzelbrand der Rüben behauptet wird, unterliegt keinem Zweifel. Man geht aber vielleicht doch zu weit, wenn man die Bodenverhältnisse in erster Linie verantwortlich

macht und den Pilzen nur eine sekundäre Rolle zuschreibt. Jedenfalls sollte man mit dem Urteil vorsichtig sein, solange keine eingehenden Untersuchungen über die Infektionsbedingungen der Pilze gemacht worden sind.

Das Wasser.

Das Vermögen des Bodens, Wasser zu speichern und dasselbe den Wurzeln zur Aufnahme darzubieten, muß als eine der wichtigsten Eigenschaften des Bodens angesehen werden. Denn das Wasser tritt nicht nur als chemischer Bestandteil in den Stoffwechsel der Pflanzen ein, es ist zugleich Lösungsmittel für die Pflanzennährstoffe und vor allem das Medium, in welchem oder mit dessen Hilfe sich die gesamten Stoffwechselvorgänge abspielen. Da die Pflanze das zu ihrem Leben nötige Wasser fast ausschließlich aus dem Boden entnimmt, so mögen die durch ein Zuwenig oder Zuviel des Wassers entstehenden Schädigungen an dieser Stelle besprochen werden. Es ist dabei aber zu beachten, daß nicht nur der Wassergehalt des Bodens in den meisten Fällen von den unter den klimatischen Verhältnissen zu betrachtenden Niederschlägen abhängig ist, sondern daß diese auch den Feuchtigkeitsgehalt der Luft bedingen und daher auf die gesamte Wasserbilanz der Pflanzen von bestimmendem Einflusse sind.

Die durch ein **Übermaß von Wasser** entstehenden übeln Eigenschaften schwerer Böden wurden bereits erwähnt. Auch in lockeren Böden können solche Verhältnisse eintreten, wenn undurchlässige Schichten darunter lagern. Wenn der Wasserüberfluß dauernd wird, kommt es zur Versumpfung des Bodens. Dann sterben alle an gut durchlüfteten Boden gewöhnten Pflanzen ab, indem ihre Wurzeln in Fäulnis übergehen und infolgedessen auch die oberirdischen Teile krank werden. Insbesondere verschwindet der Wald und macht der spezifischen Sumpfvegetation Platz (23). Auch vorübergehende übergroße Nässe kann zum Faulen der Wurzeln führen, z. B. bei jungen Saaten. Im kleinen treten entsprechende Erscheinungen nicht selten ein, wenn Topfpflanzen zu naß gehalten werden.

Wenn der Boden überreichlich Wasser zur Verfügung stellt, und wenn anderseits die Wasserabgabe von seiten der Pflanze, die Transpiration, gehemmt ist, was z. B. durch anhaltende feuchte Witterung oder in besonderen Fällen auch dadurch ge-

schehen kann, daß die Pflanze plötzlich eines großen Teils ihrer belaubten Zweige, die bisher reichlich Wasser verdunsteten, beraubt wird, so scheinen übermäßig große Wasseransammlungen innerhalb der Pflanze entstehen zu können, die dann zu abnormen Erscheinungen führen. Auf diese Weise sucht man einen Teil der Gewebeveränderungen zu erklären, die Küster (24) als Hypertrophien bezeichnet. Es werden darunter Gewebewucherungen verstanden, die nur auf abnormer, oft einseitiger Vergrößerung der Zellen, nicht auf gleichzeitiger Vermehrung derselben beruhen. Die Vergrößerung der Zellen kann wohl nur durch Fixierung der Dehnung zustande kommen, die durch gesteigerten Turgordruck hervorgebracht wird; dieser aber ist weniger von dem zur Verfügung stehenden Wasser als vielmehr von den in den Zellen enthaltenen osmotisch wirksamen Stoffen abhängig. Man kann daher Bedenken haben, ob die gegebene Erklärung in allen Fällen richtig ist. An pilzkranken Syringen sah ich Anschwellungen der Rinde, verbunden mit radialen Streckungen der Rindenzellen, an solchen Stellen der gesunden Rinde, wo das durch den Pilz getötete Gewebe daran stieß, und wo man demnach eher eine Stauung der in der Rinde wandernden Stoffe als eine übermäßige Ansammlung von Wasser vermuten konnte (25).

An verschiedenen Holzgewächsen werden, wenn sich die Zweige bei reichlicher Wasserzufuhr in andauernd feuchter Luft befinden, Wucherungen der Lentizellen beobachtet. Bekanntlich bestehen die Lentizellen aus Schichten von porösem Kork, den ich als „Porenkork" bezeichnet habe, und in den meisten Fällen außerdem aus damit abwechselnden Lagen unverkorkter, in der Richtung der Zweigradien gestreckter und auch nach ihrer Abtrennung durch den Porenkork anscheinend noch eine Zeitlang turgeszent bleibender Zellen, die Stahl „Füllzellen" nannte (26). Diese letzteren werden durch Wasserüberschuß bei feuchter Luft in hohem Grade beeinflußt, sie strecken sich dann stark in radialer Richtung. Außerdem scheint eine vermehrte Bildung derselben, unter Umständen aus dem unter dem Lentizellenmeristem liegenden Phelloderm, hinzuzukommen, während die Bildung der dichteren Porenkorklagen unterbleibt oder zurücktritt, so daß die Erscheinung nicht als eine reine Hypertrophie bezeichnet werden kann. Derartige Wucherungen sind an zahlreichen Holzpflanzen, an Weiden, Pappeln und manchen anderen beobachtet worden. Verwandter Natur sind

diejenigen Erscheinungen, die Sorauer (27) an Kirschbäumen und Apfelbäumen als „Lohkrankheit“ beschreibt (Fig. 3). Die Rinde zeigt schwielige Auftreibungen von lentizellenartigem Bau. Viele derselben sind aufgeplatzt, ein rotgelbes bis braungelbes, abwischbares Pulver, den Füllzellen entsprechend, in der Färbung frischer Lohe nicht unähnlich, füllt sie aus. Ähnliche Lentizellenwucherungen hat man auch an Kartoffeln beobachtet, die in feuchtem Raume gehalten wurden.

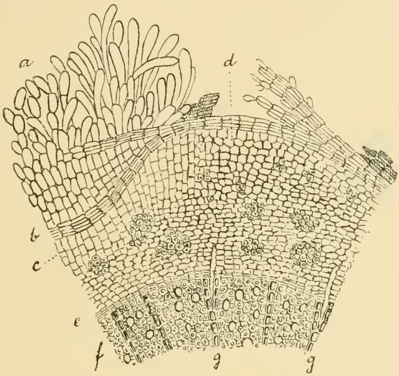


Fig. 3.

Querschnitt durch eine lohkranke Stelle einer Apfelbaumwurzel.
a Hypertrophierte Füllzellen, unterbrochen von *b* Korkschichten (wohl Porenkork); *c* wucherndes, *d* gelockertes luftführendes Rindenparenchym, *e* Kambium, *f* Holz, *g* auseinanderweichende Markstrahlen.
(Nach Sorauer, Handbuch.)

Auch andere Zellen des Rindengewebes, die nicht den Lentizellen angehören, können sich in abnormer Weise radial strecken und dadurch zur Aufschwellung und Lockerung gewisser Teile der Rinde führen. Äußerlich erscheinen diese Stellen als Schwielen; unter Umständen platzen sie auf oder bringen sogar die Zweige zum Absterben. Zu dieser Krankheit, die als Oedem bezeichnet wird, neigt besonders die gelbblühende Johannisbeere, *Ribes aureum* (28). Bei wassersüchtigen Birnen wird auch der Holzkörper mit in die Veränderung einbezogen, indem die Gewebe eine Neigung zeigen, parenchymatisch zu werden.

Wucherungen der Rinde oder der Blätter, die sich auf kleine Stellen beschränken, bezeichnet man als Intumeszenzen (29). Häufig sind Streckungen der Mesophyllzellen, oft ganz bestimmter Lagen derselben (Fig. 4), seltener Vergrößerungen der Epidermiszellen. Der Chlorophyllgehalt der betroffenen Zellen vermindert sich oder schwindet ganz. Auch für diese Erscheinungen soll Wasserüberfluß, namentlich wenn er durch Luftfeuchtigkeit gesteigert wird, die Ursache sein. Es ist damit aber nicht erklärt, warum sich die krankhafte Veränderung an bestimmten Stellen lokalisiert. Die Erscheinung ist besonders bei Warmhauskultur, z. B. an *Cassia*, *Myrmecodia*, *Ficus*, *Vitis*, *Eucalyptus* usw.

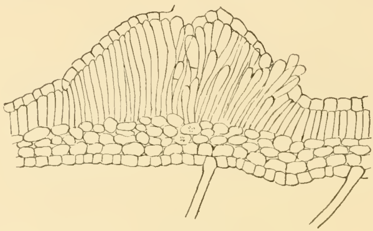


Fig. 4.
Intumeszenz des Palisadengewebes an Cassia tomentosa.
(Nach Sorauer, Handbuch.)

beobachtet worden. An Hülsen von Erbsen und Stengelknoten vom Hafer hat man ähnliche Erscheinungen auch im Freien gefunden. Die Blätter von Dracaenen, *Pandanus*-Arten, Palmen usw. sind in den Gewächshäusern häufig mit gelben Flecken übersät, die einen geringeren Grad der Erscheinung vorstellen sollen; diese Fleckenbildung ist als Aurigo bezeichnet worden. Sorauer rechnet auch die Korkwärzchen und Korkwucherungen, die sich vielfach abnormerweise auf den Blättern oder andern grünen Teilen von Warmhauspflanzen finden, z. B. von *Ilex*, *Zamia*, *Ruscus*, *Camellia*, *Eucalyptus*, auch *Cyclamen persicum*, *Pelargonium peltatum* u. a., zu den durch Wasserüberschuß hervorgebrachten Erscheinungen. Besonders die Kakteen leiden oft an dergleichen Korkwucherungen. Hier sollen innere Intumeszenzen die erste sichtbare Veränderung sein; es wird angenommen, daß die sich ausdehnenden, an Inhalt verarmten Gewebe gegen die Epidermis drängen und hier die Korkbildung einleiten. Als eine

zweckmäßige Reaktion auf Wasserüberschuß und verminderte Transpiration würde man diese Erscheinung, durch welche die Transpiration noch weiter herabgesetzt wird, nicht bezeichnen können. Anderseits muß zugegeben werden, daß andere auffällige Ursachen, z. B. Verwundungen durch stechende Insekten, an die man denken könnte, in diesen und ähnlichen Fällen nicht gefunden sind, vielleicht aber auch nicht leicht nachweisbar wären.

Wassermangel kann auf verschiedene Weise zustande kommen. Ausbleiben des Regens, verbunden mit starker sommerlicher Hitze, welche die Verdunstung fördert, ist die häufigste Ursache. Bodenverhältnisse bedingen die Größe des Wasservorrats und beeinflussen die Geschwindigkeit des Ausdorrens; auf leichten Sandböden macht sich der Mangel in der Regel zuerst bemerkbar. Für manche Gegenden ist aber das Grundwasser eine ebenso wichtige oder wichtigere Quelle der Bodenfeuchtigkeit als das Regenwasser. Hier können Senkungen des Grundwasserspiegels, die durch Veränderung der Flußläufe oder der Kanäle zustande kommen, Wassermangel in den den Wurzeln zugänglichen Bodenschichten und dadurch Schädigungen namentlich des Baumbestandes herbeiführen. Ein besonderer Fall liegt vor für die in den Straßen der großen Städte gepflanzten Bäume, denen infolge Pflasterung und Kanalisation der Straßen das Regenwasser größtenteils unzugänglich ist.

Die Wasseraufnahme aus dem Boden ist das Ergebnis eines Wettbewerbs, der sich zwischen den absorptiven Kräften der Wurzeln, die im wesentlichen osmotischer Natur sind, einerseits und den osmotischen Kräften der Bodenlösungen und den absorptiven Leistungen der Bodenbestandteile andererseits abspielt. Da die tonigen und noch mehr die humosen Bodenbestandteile weit höhere absorptive Wirkungen ausüben als die sandigen, so macht sich auf Böden der beiden ersten Arten Wassermangel schon bei einem Wassergehalte bemerkbar, der in Sandböden noch zur Wasserversorgung ausreicht. Dies bedingt keinen Widerspruch zu der schon erwähnten Erfahrung, daß die Wirkungen sommerlicher Dürre besonders auf sandigen Böden auftreten, weil die andern Böden infolge ihrer größeren wasserhaltenden Kraft und geringeren Durchlässigkeit in der Regel einen größeren Wasservorrat haben und festhalten.

Auf Böden, die ständig oder regelmäßig wiederkehrend an Wassermangel leiden, entwickelt sich eine eigenartige Flora, deren

Vertreter teils bei eintretendem Regen gewaltige Wassermengen speichern und besondere Schutzeinrichtungen gegen Wasserverluste ausbilden, teils das Wasser aus großen Tiefen holen, teils infolge hoher osmotischer Kräfte auch absorptiv stark festgehaltenes Wasser sich anzueignen vermögen.

Die erste Wirkung des Wassermangels ist das Welken. Wenn den Zellen nicht genügend Wasser zur Verfügung steht oder mehr Wasser verdunstet als aufgenommen wird, sinkt der auf dem osmotischen Druck beruhende Turgor der Zellen (30) die einzelnen Zellen und die ganzen Gewebe werden schlaff. Da nur in genügend turgeszenten Zellen die Lebensprozesse sich in normaler Weise abspielen, da insbesondere die Wachstumsvorgänge der Zellen und damit der ganzen Pflanze den Turgor zur Vorbedingung haben, so bleibt an welkenden Pflanzen die ganze Entwicklung stehen. Hochgradiges oder andauerndes Welken führt zum Absterben der Pflanzen. Aber auch vorübergehender wiederholter Wassermangel oder eine Wasserversorgung, die sich dauernd an der Grenze des dringend Erforderlichen hält, muß zu Störungen führen. So wird es verständlich, daß verschiedenartige Erscheinungen, die aus Hemmungen der normalen Lebensvorgänge entspringen, im Gefolge des Wassermangels auftreten.

Eine nicht seltene Erscheinung ist zwerghafter Wuchs. Daß die Ernte an Pflanzen, die unter Wassermangel gelitten haben, hinter der Ernte normal bewässerter Pflanzen zurückbleibt, und zwar sowohl hinsichtlich des Laubes wie der Früchte oder Knollen, bedarf kaum einer besonderen Begründung. Beim Getreide kann Dürre, die während der Blütezeit einsetzt, zu völligem Fehlschlagen der Körnerernte führen. Diese Erscheinung ist als Verscheinen des Getreides bezeichnet worden. Auch die Beschaffenheit der Früchte soll durch die Dürre ungünstig beeinflußt werden. Die Zufuhr von Nährstoffen scheint durch die gehemmte Wasserzufuhr vorzeitig unterbrochen zu werden und damit ein Zustand zu entstehen, den man als Notreife bezeichnet. Beim Obst pflegen schlechterer Geschmack und weniger gute Haltbarkeit damit verknüpft zu sein. Man hat ferner versucht, das Mehligwerden der Früchte, d. h. die Ausbildung von Stärke anstatt des Zuckers in den Zellen, das Steinigwerden der Birnen, d. h. die starke Ausbildung der Wandverdickungen an den im Birnenfleisch vorhandenen Sklerenchymzellen, sowie die übermäßige Vermehrung

dieser Elemente (Lithiasis), das Verholzen der Wurzelfrüchte, d. h. das Überhandnehmen holziger Gewebe anstatt des Parenchyms in Möhren, Steckrüben usw. mit der durch ungünstige Bodenbeschaffenheit gestörten Wasser- und Nährstoffzufuhr in Verbindung zu bringen, ob in allen Fällen mit Recht, mag dahingestellt bleiben (31).

Eine Reihe von Folgen der Dürre, bei denen übrigens die in der Regel gleichzeitig auftretende Hitze und intensive Besonnung eine Rolle mitspielen, zeigt sich bereits an den Blättern. Besonders am Laub der Holzgewächse treten Verfärbungen ein, die am Rande beginnen und sich in den zwischen den Rippen liegenden Teilen der Blattfläche ausbreiten. Die betroffenen Stellen färben sich gelb, manchmal auch intensiv rot, wobei sich dann Anthocyan im Zellsaft gelöst findet. Die Flecken können auch dürr werden und zuletzt die Blätter abfallen. Am Getreide hat man in trockenen Sommern eine Rotfärbung gefunden (Röte), verbunden mit geringerem Ertrag der betroffenen Pflanzen gegenüber grün gebliebenen (32). Am Hopfen ist gleichfalls eine Röte als rote Lohe oder Sommerbrand bekannt. Die bisher mit den Namen „Laubrausch" oder „roter Brenner" bezeichneten Blattkrankheiten der Reben gehören vielleicht teilweise hierher. Für eine bestimmte Form des roten Brenners, auf den er diesen Namen beschränkt haben möchte, hat indessen Müller-Thurgau die in den Blattrippen lebende *Pseudopeziza tracheiphila* als Ursache festgestellt (33). Auch andere Schädlinge, deren Vermehrung oft gerade mit Dürreperioden zusammenfällt, z. B. rote Spinne und verwandte Milbenarten, können ähnliche Schädigungen am Wein und an andern Pflanzen hervorrufen. Es ist überhaupt schwer, aus den Symptomen allein auf die Ursachen zu schließen, und der negative Befund in bezug auf Parasiten beweist keineswegs gleich deren Fehlen.

In gewissen Fällen soll der durch Wassermangel zustande kommende geschwächte Zustand eine disponierende Ursache für den Befall durch Pilze abgeben. So ist Lüstner (34) geneigt, das viel erörterte rheinische Kirschbaumsterben und das Auftreten der *Valsa leucostoma* bei demselben, ebenso das Auftreten der *V. oxystoma* bei einer Krankheit der Erlen mit Wassermangel im Boden in Verbindung zu bringen (vgl. Frostwirkungen und Wund- und Schwächeparasiten).

Zu erwähnen sind hier noch die Schüttekrankheiten der Nadelhölzer, die in einem vorzeitigen, oft innerhalb weniger Tage eintretenden Abwerfen der Nadeln bestehen. Ein Teil derselben ist sicher parasitären Ursprungs (35). Daneben scheint es solche zu geben, die auf Einwirkungen der anorganischen Außenwelt beruhen. Ungenügende Wasserzufuhr durch die im noch kalten Erdboden steckende Wurzel, während die Nadeln in der bereits stark erwärmten Luft kräftig transpirieren, wird von einigen Autoren als Ursache angenommen (36). Andere sind geneigt, die Erscheinungen als Wirkungen des Frostes anzusehen. Noch andere Erklärungen sind versucht, aber eine befriedigende Lösung der Frage ist nicht erzielt worden.

Einen entscheidenden Einfluß übt die Feuchtigkeit des Bodens auf den Keimungsprozeß der Samen aus. Wiederaustrocknen der bereits aufgequollenen Samen führt im allgemeinen um so leichter Schädigungen herbei, je weiter der Keimungsprozeß bereits vorgeschritten war. Einige Gehölzsamen sind hochgradig empfindlich gegen das Austrocknen, namentlich solche, die überhaupt die Keimkraft nur kurze Zeit bewahren, wie die der Weiden und Pappeln. Für den Bezug tropischer Samen sind aus diesen Gründen mitunter besondere Maßregeln erforderlich.

Klimatische und meteorologische Verhältnisse als Krankheitsursachen.

Für das Gedeihen der Pflanzen sind die mechanischen, physikalischen und chemischen Verhältnisse der Atmosphäre von der größten Bedeutung. Die Gesamtheit dieser Verhältnisse deckt sich teilweise mit dem, was man Klima nennt. Das Klima wechselt mit der geographischen Lage, und zwar sowohl mit Verschiebungen in horizontaler, wie mit solchen in vertikaler Richtung. Im Gebirge können Abhänge, die nach verschiedener Himmelsrichtung liegen, wesentlich verschiedene Verhältnisse zeigen. Fast jede Pflanze ist einem bestimmten Klima angepaßt; nur wenige, namentlich niedere Pflanzen, sind Kosmopoliten, die in jedem Klima fortzukommen wissen. Jede Versetzung in ungeeignete klimatische Verhältnisse führt zu Störungen, Schädigungen oder Erkrankungen. Das Klima regelt daher auch, abgesehen von einzelnen andern Verhältnissen, wie der Bodenbeschaffenheit, die

selbst wieder vom Klima abhängig ist, den Hilfsmitteln der Samenverbreitung usw., die Verteilung der Pflanzen über die Erdoberfläche.

Die wichtigsten klimatischen Faktoren sind das Licht, die Wärme und die Niederschläge. Dazu kommen als gelegentliche Ursache von Schäden die Luftbewegung und die Elektrizität.

Das **Licht** ist für alle grünen Pflanzen unbedingtes Lebenserfordernis. Nur im Lichte entsteht das Chlorophyll (Ausnahme Gymnospermenkeimlinge), nur im Lichte findet im Chlorophyll die Assimilation des Kohlenstoffs statt, welche als die Grundlage aller weiteren Lebensprozesse angesehen werden muß. Sicher ist auch, daß das Licht das Wachstum regulierend beeinflußt und auf manche Bewegungserscheinungen einen Reiz ausübt.

Die meisten Pflanzen sind an ganz bestimmte Lichtintensitäten angepaßt. In der Regel ruft jede stärkere Änderung der gewohnten Lichtverhältnisse krankhafte Zustände hervor; geringere Schwankungen werden manchmal ertragen, führen dann aber oft zu Veränderungen im Wuchs und im anatomischen Bau der sich entwickelnden Pflanzenteile.

Eine der bekanntesten Wirkungen des Lichtmangels ist das Etiolieren (Verspillern) (37). Es zeigt sich an jugendlichen Pflanzenteilen, die bei Lichtmangel oder im Dunkeln herangewachsen sind, z. B. an Kartoffelkeimen, die im Keller austreiben, an Keimpflanzen, die man im Dunkeln erzieht usw. Die charakteristischen Erscheinungen sind eine erhebliche Verlängerung der Internodien, eine saftige krautartige Beschaffenheit der Gewebe, geringe Ausbildung der verholzenden Elemente, weitgehende Reduktion der Blätter und vor allem eine Bleichsucht infolge Auftretens eines schwach gelblichen Farbstoffs an Stelle des Chlorophylls. Dazu kommen ohne Zweifel noch Änderungen in der Zusammensetzung des Protoplasmas und des Zellsaftes, z. B. Anhäufung von Säuren in letzterem usw. Kommen etiolierte Pflanzenteile endlich an das Licht, so ergrünen sie; die weichen und verlängerten Stengelteile vermögen aber in der Regel die Eigenschaften normaler Dauergewebe nicht anzunehmen. Ähnliche Wirkungen, aber in vermindertem Grade, bringt Beschattung lichtbedürftiger Pflanzen hervor. Das Laub ist blasser, zarter und weichlicher und besitzt größere Interzellularräume, was übrigens

zum Teil eine Wirkung der meist gleichzeitig herabgesetzten Transpiration ist. Die verminderte Assimilationstätigkeit hemmt die Blütenbildung und die Reife der Früchte.

Derartige Verhältnisse sollen bei dem schon früher erwähnten Lagern des Getreides eine Rolle mitspielen. Zu dichte Saat oder zu üppige Entwickelung des Laubes infolge zu reichlicher Stickstoffnahrung führen zu einer zu starken Beschattung der unteren Teile, als deren Folge ein gewisses Etiolieren und eine geringere Standfestigkeit auftreten kann (38).

Die zartere Beschaffenheit der bei schwächerem Licht erwachsenen Pflanzenteile und der abweichend oder weniger kräftig verlaufende Stoffwechsel können möglicherweise die Ursache eines leichteren Angriffs der Pflanzen von seiten parasitischer oder halbparasitischer Pilze sein. Ob dabei aber ganz bestimmte Stoffe, z. B. die Säuren in etiolierten Organen, oder auch der Zucker, der bei herabgesetzter Atmung sich anhäuft, oder die Produkte des Eiweißzerfalls, die Säureamide und Aminosäuren (Asparagin usw.), die entscheidenden Faktoren sind, bedarf erst weiterer Untersuchung (39).

Auch zu hohe Lichtintensität kann schädlich wirken. Die Blätter, die bei optimaler Belichtung eine dunkelgrüne Farbe haben, verfärben sich gelblich, indem unter der Wirkung des zu intensiven Lichtes die Zersetzung des Chlorophylls übermäßig gesteigert wird. Infolgedessen geht dann der Assimilationsprozeß weniger lebhaft vonstatten. Pflanzen schattiger Standorte, die z. B. aus der Gewächshauskultur plötzlich an helles Licht gebracht werden, geben Beispiele. Doch ist zu berücksichtigen, daß hierbei die veränderten Feuchtigkeitsverhältnisse der Luft eine Rolle mitspielen können.

An dieser Stelle wäre auch auf die zerstörenden Wirkungen zu verweisen, die das Sonnenlicht auf pathogene Mikroorganismen, insbesondere auf Bakterien ausübt.

Alle Lebensprozesse der Pflanzen sind an das Vorhandensein von **Wärme** gebunden (40). Es gibt für das Zustandekommen jedes einzelnen Prozesses eine untere und eine obere Temperaturgrenze (Minimum und Maximum) und eine zwischen beiden liegende Temperatur, bei welcher derselbe am günstigsten verläuft (Optimum). Ferner ist für das Durchlaufen des gesamten Entwickelungsganges, z. B. vom Keimen der Samen oder vom Beginn der Ent-

wickelung im Frühjahr an bis zur neuen Samenreife eine gewisse Wärmemenge erforderlich. Sowohl die für das Zustandekommen der einzelnen Lebensfunktionen notwendigen Temperaturen wie die die Gesamtentwickelung bedingenden Wärmemengen sind im einzelnen und besonders für die verschiedenartigen Pflanzen sehr verschieden. Die Verteilung der Pflanzen auf der Erdoberfläche nach Klimazonen wird wesentlich durch diese Faktoren bedingt. An ihren natürlichen Standorten sind die Pflanzen den vorhandenen Wärmeverhältnissen insoweit angepaßt, daß sie durch die vorkommenden Extreme nur ausnahmsweise Schaden leiden. Dagegen werden die Kulturpflanzen, die in der Regel aus einem anderen Klima stammen, häufiger durch abweichende Wärmeverhältnisse geschädigt.

Bei weitem die wichtigsten Schäden sind, besonders für kühlere Klimate, diejenigen, die durch **Mangel an Wärme** entstehen.

Die einzelnen Lebensfunktionen, z. B. das Keimen der Samen das Ergrünen der Blätter, die Assimilation des Kohlenstoffs usw. hören auf, wenn die Temperatur unter das für dieselben erforderliche Minimum sinkt. Die Pflanze erleidet durch das Aussetzen der Ernährungsvorgänge entsprechenden Schaden. Mangelhaftes Ergrünen wird durch die gelbliche Färbung auch dem Auge unmittelbar kenntlich (Ikterus durch Kälte). Die Erscheinung schwindet beim Eintreten genügender Wärme.

Temperaturen, die sich dem Gefrierpunkte des Wassers nähern oder unter denselben herabsinken, können direkt tödlich werden, d. h. Erfrieren herbeiführen. Die Empfindlichkeit der einzelnen Pflanzen ist sehr verschieden. Die Zweige und Winterknospen unserer heimischen Waldbäume, die Blätter immergrüner Pflanzen, z. B. der Nadelhölzer, ertragen völliges Durchfrieren ohne Schaden. Pflanzen wärmerer Klimate erfrieren oft schon durch Temperaturen, die noch erheblich über 0° liegen. Verzärtelung der Pflanzen durch Gewächshauskultur macht sie empfindlich auch gegen kurze Einwirkung niederer Temperatur (Erkältung von Gewächshauspflanzen).

Ein entscheidender Faktor ist der Grad der Lebenstätigkeit des Protoplasmas. In den ruhenden Samen und in den im Zustande der Winterruhe befindlichen Zweigen und Knospen unserer Holzgewächse ist die Lebenstätigkeit des Protoplasmas auf ein Minimum zurückgedrängt; in diesem Zustande ist die Frostempfind-

lichkeit gering. Offenbar spielt der verminderte Wassergehalt der Zellen dabei eine Rolle. Wenn aber die Blätter entfaltet sind, kann ein einziger Spätfrost das ganze junge Grün vernichten. Auch die Zweigspitzen der Bäume sterben mitunter während des Winters ab, wenn die Kambiumtätigkeit im Herbst nicht rechtzeitig zum Abschluß gelangt ist, oder wenn, wie die Praktiker sagen, das Holz nicht genügend ausgereift ist. Dies kann infolge von Johannistrieb eintreten, oder an Bäumen aus südlicherem Klima (*Robinia, Gleditschia, Morus, Vitis* usw.), denen unsere Sommer für die volle Entwickelung nicht ausreichende Wärmemengen liefern (41). An Obstbäumen hat man dieses Abfrieren der Zweigspitzen als Spitzenbrand bezeichnet.

Die toten Zweigspitzen bieten saprophytischen Pilzen und auch solchen Parasiten, die toter Gewebe als Eingangspforten bedürfen, willkommene Gelegenheit, sich anzusiedeln. Für den Befall der Lärchen durch *Dasyscypha Willkommii,* für das Auftreten von *Valsa leucostoma* bei dem „Kirschbaumsterben am Rhein", auch für die von Pilzen wie *Didymosphaeria populina* begleitete Krankheit der Pyramidenpappeln usw. hat man voraufgegangene Frostschäden verantwortlich zu machen versucht (42). Sicher werden *Nectria*-Arten und manche andere sich ähnlich verhaltende Pilze häufig durch Zweige eindringen, die durch Frost getötet sind. Nur dürfte es verkehrt sein, in allen derartigen Fällen auf Frost als die primäre Krankheitsursache zu schließen. Zweige, die z. B. durch Dürre oder Wassermangel abgestorben sind, ebenso Wundstellen werden dem Angriff dieser Pilze in gleicher Weise zugänglich sein. Sicher aber ist der Frost eine besonders häufig in Betracht kommende Ursache (vgl. Wund- und Schwächeparasiten).

Dem Erfrieren der Zweigspitzen läßt sich ein Erfrieren der Wurzeln an die Seite stellen, das gelegentlich in schneelosen Wintern eintritt. Da das Aufhören der Kambiumtätigkeit vom Stamme aus nach den Wurzeln allmählich fortschreitet, so kann es vorkommen, daß eine plötzlich in den Boden eindringende Kältewelle die Wurzeln noch in mehr oder weniger tätigem Zustande antrifft und ihnen daher verhängnisvoll wird. Eine ganz anderartige Erscheinung ist das Aufziehen oder Auswintern der Getreidesaaten. Hier ist die Ursache darin zu suchen, daß der mit Wasser durchtränkte Erdboden sich beim Gefrieren ausdehnt

und dadurch die in ihm befindlichen zarten Wurzeln der jungen Keimlinge zerrissen werden.

Das Gefrieren saftiger Pflanzenteile ist mit Eisbildung im Gewebe verknüpft (43). Es hat sich gezeigt, daß dabei, wenigstens dann, wenn die Abkühlung langsam erfolgt, das Wasser aus den Zellen austritt und in den Interzellularräumen gefriert. Wenn die Wurzeln dabei noch tätig sind, kann neues Wasser nachströmen und die Eisbildung vermehren. Die in den Interzellularräumen angesammelten Eismassen führen Spaltenbildungen in den Geweben herbei, durch welche die später zu besprechenden Wirkungen des Frostes zum Teil ihre Erklärung finden. Die Zellen selbst werden nur selten zerrissen. Die Eismassen bilden sich in der Regel so aus, daß die prismatischen Eiskristalle dichtgedrängt senkrecht zur Oberfläche der Zellen gelagert sind und in dieser Richtung auch anwachsen (Fig. 5). Die entstehenden Spalten verlaufen daher besonders häufig parallel der Oberfläche der Pflanzenteile. Gewisse winterbeständige Sukkulenten, z. B. *Sempervivum*-Arten, scheinen gegen diese Frostwirkungen dadurch geschützt zu sein, daß ihre parenchymatischen Gewebe Platten bilden, die senkrecht zur Oberfläche gerichtet sind, so daß die in den Interzellularräumen sich bildenden Eisnadeln Platz finden, sich auszudehnen. Mit dem Gefrieren sind namentlich an den Blättern nicht selten Verkrümmungen verbunden, in der Regel so, daß die Blätter abwärts gebogen erscheinen und die konvexe Seite nach oben richten. Die Ursache dürfte zum größeren Teil in der Erschlaffung der Zellen durch den Wasseraustritt zu suchen sein, teilweise vielleicht auch in Spannungsdifferenzen, die in den Geweben oder auch durch die verschiedenartig sich ausbildenden Eismassen entstehen. Ferner sind ein glasig durchscheinendes Aussehen und die Bildung blasser oder weißlicher Flecken häufige Begleiterscheinungen.

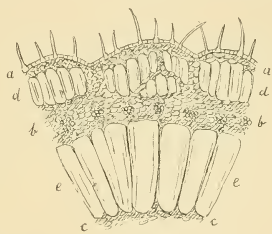


Fig. 5.
Gefrorener Stengel von *Borrago officinalis*. *a* Epidermis mit Haaren und Teilen der Rinde, *b* Rinde und Gefäßbündelring, *c* Markzellen. Diese drei Gewebegruppen durch Schichten radial gerichteter Eiskristalle (*d*, *e*) voneinander getrennt. (Nach Frank, Krankheiten der Pflanzen.)

Beim Auftauen der gefrorenen Organe nehmen die Zellen mitunter die ausgeschiedenen Wassermengen wieder auf, der Turgor stellt sich her, und die Lebensvorgänge kommen wieder in Gang. Vorteilhaft ist es dabei, wenn das Auftauen möglichst langsam geschieht; Stellen, die rasch erwärmt werden, z. B. schon durch Anfassen mit warmen Fingern, sterben oft ab. In der Mehrzahl der Fälle dagegen führt das Gefrieren den Tod der betroffenen Gewebe herbei; die Entscheidung über das Schicksal der Zellen hat in der Regel bereits während des Gefrierens stattgefunden. Man hat die Erklärung des Todes durch Erfrieren in dem dabei stattfindenden Wasserverluste der Zellen gesucht, der einer hochgradigen Plasmolyse entspricht oder sogar zu einem Vertrocknen werden kann; denn auch das in den Interzellularräumen abgeschiedene Eis kann durch Verdunstung allmählich schwinden.

Als Wirkungen des Gefrierens wurden die Zerreißungen in den Geweben bereits genannt. Es können innere Spalten oder auch nach außen vordringende Wunden entstehen. Nicht selten kommen derartige Verletzungen aber auch dadurch zustande, daß die Spannungsdifferenzen, die in den Geweben vorhanden sind, durch den Frost in abnormer Weise erhöht werden. Da die Verwundung in der Regel Reaktionen des angrenzenden lebenden Gewebes auslöst, so entsteht eine ziemliche Mannigfaltigkeit von Erscheinungen.

Hier wären zunächst die Frostblasen (44) zu nennen, Stellen an den Blättern z. B. der Obstbäume, wo sich die Epidermis blasenartig vom Mesophyll abhebt und dabei mitunter auch selbst gesprengt wird, oder wo im Innern Spaltungen auftreten, z. B. Ablösungen des zarten Mesophylls von den derberen collenchymatischen Geweben der Rippen usw. Mitunter sind dabei die Mesophyllzellen fadenartig verlängert. In den Blättern und Halmen der Getreidepflanzen hat man ähnliche Zerreißungen und Zerklüftungen der Gewebe, auch der Gefäßbündel gefunden, und sie der Wirkung des Frostes zugeschrieben. Mitunter sind Braunfärbung einzelner Partien oder gummiartige Verquellungen der Membranen damit verknüpft. Äußerlich sind die letzteren Erscheinungen nicht bemerkbar, sie machen sich aber in Störungen der Entwicklung und Verminderung der Ernte geltend und sollen auch die Pflanzen für den Angriff durch Pilze empfänglicher machen.

Besonderes Interesse gewähren die an Zweigen und Stämmen der Holzpflanzen auftretenden Erscheinungen. Bei plötzlich eintretender starker Kälte hat man wahrgenommen, daß an einzelnen Baumstämmen unter beträchtlichem Knall ein der Länge nach verlaufender Spalt auftritt (45). Besonders die Roßkastanie, auch Eichen, Pappeln, Kirschen neigen zu dieser Erscheinung, die man als Frostspalten bezeichnet (Fig. 6). Hier handelt es sich um eine plötzliche starke Zusammenziehung des äußeren Mantels, der den Gegendruck des wärmeren Innern nicht aushält und daher einreißt. Beim Eintritt wärmerer Witterung schließt sich der Spalt, bei neuer Kälte öffnet er sich wieder. Es ist charakteristisch, daß die Frostspalten schwer durch Überwallung geheilt werden. Anscheinend gehen die durch Wärmedifferenzen eintretenden Bewegungen der Wundränder rascher vor sich als die Verschmelzung der Überwallungswulste (vgl. Wundheilung). Infolgedessen wachsen die Überwallungen längs dem Spalte in radialer Richtung nach außen vor und bilden so die charakteristischen Frostleisten (Fig. 6). Mitunter gesellen sich noch seitliche tangentiale Querrisse zu dem vorhandenen hinzu. Das Holz wird dadurch für technische Zwecke unverwertbar. Holzzerstörende Pilze finden durch derartige Spalten oft einen bequemen Zugang.

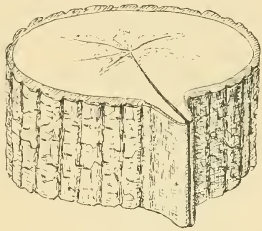


Fig. 6.
Frostspalte an einem Feldahorn mit den durch Überwallung entstandenen Frostleisten.
(Nach Frank - Schwarz.)

Auch innere Frostrisse, welche die Rinde nicht sprengen, kommen nach Hartig (46) vor, z. B. an Eichen und Tannen. Wenn sie durch die Kambiumtätigkeit verheilen, entstehen die von Sorauer als Frostbeulen bezeichneten Bildungen, flachkegelförmige, oft bis 1 cm hohe Höcker auf der sonst glatten Rinde, die dadurch zustande kommen, daß sich über dem Riß eine vorspringende Masse parenchymreichen Holzes ausbildet, das die gelockerte Rinde emporhebt. Erscheinungen dieser Art werden besonders am Ahorn, außerdem auch an Apfel- und Kirschbäumen beobachtet.

Daß der Frost die Ursache dieser Rißbildungen sei, läßt sich durch anatomische Untersuchung nicht feststellen. Daher ist der

von Sorauer geführte Nachweis wichtig, daß man durch Einwirkung künstlicher Kälte ähnliche Erscheinungen hervorrufen kann. An wachsenden Zweigen von Kirschen wurden innere Zerklüftungen, besonders an der Grenze von Holz und Rinde, erhalten, an Lärchen oder Apfelbäumen entstanden kleine Rißstellen, die zum Aufspringen der Rinde führten.

Im allgemeinen heilen derartige Wunden in normaler Weise durch Überwallung. Es kommt aber auch vor, daß die Überwallungsschichten aus irgendeinem Grunde immer wieder abgetötet werden. Dann gehen die als Krebs bezeichneten Erscheinungen daraus hervor. An dieser Stelle interessiert wesentlich der Umstand, daß, wie Hartig (47) angibt, der Krebs in bestimmten Fällen allein durch Frostwirkung hervorgebracht werden kann, allerdings selten und nur in exquisiten Frostlagen. Spätfröste (im Mai) sollen den noch nicht von fester, derber Korkhaut geschützten Überwallungswulst töten, wenn bereits vegetative Tätigkeit darin eingetreten ist (Frostkrebs). Das häufige Vorkommen regulärer Wundverheilung durch Überwallung spricht sonst nicht gerade für eine besondere Empfindlichkeit des Überwallungskambiums; man darf daher die Frage stellen, ob in den als Frostkrebs bezeichneten Fällen die Abwesenheit von Parasiten mit genügender Sicherheit nachgewiesen ist.

Häufiger als von Frostrissen scheint der Krebs von Seitenzweigen auszugehen, die durch Frost oder auf andere Weise getötet oder auch abgebrochen sein können. Jedenfalls findet man die Reste toter Seitenzweige sehr oft in der Mitte der Krebswunden (vgl. Fig. 54). Wegen weiterer Einzelheiten ist der die Wunden behandelnde Abschnitt zu vergleichen.

Als Brand bezeichnet man Stellen an den Stämmen und Zweigen der Bäume, wo die Rinde getötet und infolgedessen gebräunt, angetrocknet und eingesunken ist. Kleinere Stellen, wie sie sich namentlich an glattrindigen Bäumen finden, werden Frostplatten genannt (Fig. 7). Mit diesem Namen ist bereits vorweggenommen, daß auch für diese Erscheinung der Frost als Ursache gilt; diese Annahme stützt sich gleichfalls auf Versuchsergebnisse Sorauers (48). Daß die Brandstellen sich besonders oft an der Südseite der Stämme und Zweige finden, wo die Sonne die Lebenstätigkeit frühzeitig weckt, kann auch dafür geltend gemacht werden, daß es sich um Frostwirkungen handelt. Ob daneben Pilze be-

teiligt sein können, ist schwer zu sagen. Selbstverständlich bieten die toten Stellen saprophytischen Pilzen eine willkommene Gelegenheit, sich anzusiedeln, und wenn Pilze zugegen sind, wird man also zu fragen haben, ob sie Parasiten oder Saprophyten sind. Man findet Brandstellen an Kirschen, Pflaumen, Birnen, Buchen, Eichen, Eschen usw. Die Verheilung erfolgt durch Überwallung, meist so, daß die tote Rinde nach einiger Zeit abgestoßen wird. Charakteristisch im Gegensatz zu den Krebsvernarbungen ist das spitze Auskeilen der Überwallungsränder nach der Wunde zu, was man durch den infolge des Eintrocknens eines Teils der Rinde verstärkten Rindendruck zu erklären versucht hat.

Als eine weitere Folge des Frostes sind die als Markflecke oder Mondringe beschriebenen Bildungen angesehen worden, zerstreut im Querschnitt der Stämme gelegene, scharf begrenzte, gebräunte oder weiße Nester weichen parenchymatischen Holzes, die sich auch in der Längsrichtung eine Strecke weit verfolgen lassen. Man hält sie für Heilungserscheinungen innerer, durch den Frost entstandener Wunden. In gewissen Fällen sind jedoch Insektenlarven als Urheber erkannt worden; *Tipula suspecta* (in Weiden, Ebereschen, Birken) wird genannt. Die Frage, ob auch Beziehungen zu holzzerstörenden Pilzen vorhanden sind, ist wohl nicht genügend geklärt (49).



Fig. 7.
Frostplatten an Birnenrinde.
(Nach Sorauer, Handbuch.)

Noch mag erwähnt sein, daß in Verbindung mit den Zerreißungen und Sprengungen der Gewebe durch den Frost auch vielfach Braunfärbungen auftreten. Mitunter ziehen sich gebräunte Zellenzüge, von den abgetöteten Stellen ausgehend, eine Strecke weit in die gesunden Gewebe vor. So kann z. B. das Kambium in der Nachbarschaft der erfrorenen Teile gebräunt sein. Man hat in solchen Fällen von einer Frostlinie gesprochen.

Wie Mangel an Wärme, so kann auch ein **Übermaß von Wärme** tödlich oder schädigend auf die Pflanzen einwirken. In ihrer natürlichen Umgebung werden die Pflanzen nur ausnahmsweise solchen Hitzegraden ausgesetzt, daß dadurch Schädigungen entstehen. Wenn es der Fall ist, gesellen sich in der Regel noch

andere Faktoren hinzu, so daß von einer reinen Hitzewirkung nicht die Rede sein kann. Wenn z. B. im Sommer länger dauernde übermäßige Hitze eintritt, so pflegt dieselbe meist mit Dürre verbunden zu sein, und die unter diesen Umständen eintretenden Wirkungen auf die Vegetation setzen sich zum mindesten aus diesen beiden Faktoren zusammen, soweit nicht noch weitere hinzukommen, wie die reichliche Lichtwirkung, übermäßige Vermehrung tierischer Schädlinge, oder Einflüsse des durch die Dürre in ungünstige Beschaffenheit geratenden Bodens.

Eine Anzahl verschiedenartiger Erscheinungen wird trotzdem als Wirkung des Sonnenbrandes von verschiedenen Autoren namhaft gemacht. Saftige Früchte sollen leiden, wenn sie nach längerer feuchtkalter Witterung von der Sonne getroffen werden. An Tomaten sollen abgestorbene Stellen der Oberhaut entstehen, die aufreißen, wenn die Früchte weiter anschwellen. Von anderer Seite ist diese Erscheinung als Wirkung eines Wasserüberschusses angesehen worden. Weinbeeren sollen bleich werden, sich bräunen und schließlich schrumpfen. An der Rinde der Bäume treten im zeitigen Frühjahr an der Sonnenseite Risse und trockene Stellen auf, besonders wenn Stämme, die bisher beschattet standen, plötzlich frei gestellt werden. Man hat sie als Wirkungen der Erhitzung durch die Sonnenstrahlen aufgefaßt, vielleicht aber sind sie teilweise nichts anderes, als die schon erwähnten Frostschäden (50). Experimentelle Untersuchungen liegen nicht vor und lassen sich auch schwer ausführen. Wiesner (51) beschreibt einen Hitzelaubfall als Wirkung des Sonnenbrandes, hebt aber ausdrücklich hervor, daß derselbe nur auf eingetrocknetem Boden eintrat, der der Pflanze nicht die erforderliche Menge Wasser zuführte. Dieser Fall weist darauf hin, daß in der Regel mehrere Faktoren bei dem Auftreten solcher krankhaften Erscheinungen beteiligt sind, und daß es zu falschen Schlüssen führen kann, wenn man einen zufällig hervortretenden Faktor allein verantwortlich zu machen sucht.

Unter den durch die künstliche Kultur herbeigeführten Verhältnissen gibt es ziemlich verschiedenartige Möglichkeiten für eine Schädigung oder Abtötung der Pflanzen oder einzelner Teile derselben durch zu hohe Wärmegrade.

Versetzung von Kulturpflanzen in zu warme klimatische Verhältnisse bringt oft Entwickelung in unerwünschter Richtung

hervor. Besonders unsere Gemüsepflanzen, z. B. Kohlarten, Salate, Zwiebeln, Rüben, Moorrüben, unterliegen bei der Kultur in den Tropen derartigen Störungen. Die Ausbildung der Blätter und der Knollen, auf die es dem Züchter ankommt, wird gehemmt, die Blüten- und Fruchtbildung übermäßig gefördert. Diese Übelstände verstärken sich in den folgenden Generationen, wenn man die in dem heißen Klima entstandenen Samen zur Weiterzucht benutzt. Eine verwandte Erscheinung ist die Notreife, die an Kulturpflanzen unserer heimischen Klimate nicht selten eintritt, wenn die Samen zu spät gesät werden und die Entwickelung daher in die heiße Jahreszeit fällt.

Überheizte Gewächshäuser dürften bei geregeltem Betriebe kaum vorkommen. Eher liegt die Möglichkeit vor, daß Pflanzen oder Pflanzenteile den Heizkörpern zu nahe kommen und dadurch Schaden nehmen. Gelegentlich kommt Verbrennen der Wurzeln durch zu starke Erhitzung des Mists in den Mistbeeten vor; kürzlich wurde mir ein Fall bekannt, wo der Gärtner eine reichliche Menge Baumwollsaatmehl dem Miste zugesetzt hatte. Flecken auf den Blättern, die bei der Kultur unter Glas nicht selten sind, sollen angeblich oft dadurch zustande kommen, daß Unregelmäßigkeiten in den Glasscheiben oder die beim Sprengen an die Scheiben oder auf die Blätter gelangenden Wassertropfen als Sammellinsen wirken und die Blattstellen töten, auf welche sie die Sonnenstrahlen konzentrieren (52).

Von der tötenden Wirkung höherer Wärmegrade macht man nützlichen Gebrauch bei dem Jensenschen Heißwasserverfahren zur Bekämpfung der Brandkrankheiten des Getreides. Es hat sich gezeigt, daß Wasser von ca. 55 ° C bei etwa 10 Minuten langer Einwirkuug die den Getreidekörnern anhaftenden Brandsporen und nach einem voraufgehenden etwa 4—6-stündigen Einquellen der Körner auch das im Innern vorhandene Brandmycel tötet, während die Körner selbst am Leben bleiben (53). Es mag daran die Bemerkung geknüpft werden, daß überhaupt der ruhende Zustand des Protoplasmas und insbesondere der ausgetrocknete, wie er sich in den Samen findet, ebenso wie gegen Kälte, so auch gegen Wärme in weit höherem Grade unempfindlich ist als der wasserdurchtränkte vegetierende Zustand. Auch die Verwendung der Wärme zum Sterilisieren und Pasteurisieren gehört hierher.

Die Höhe der Temperatur, die ertragen wird, ist bei den einzelnen Pflanzen sehr verschieden. Sukkulenten, z. B. *Sempervivum* oder *Opuntia,* können nach Askenasy im Sonnenschein Temperaturen von ca. 50 ° C annehmen, während zarte Laubblätter anderer Pflanzen bei derselben Temperatur zugrunde gehen.

Die **Niederschläge** sind im allgemeinen ein die Vegetation fördernder Faktor, indem sie dem Boden das für die Ernährung der Pflanzen nötige Wasser zuführen.

Schäden können durch ein Zuviel, durch die Art der Niederschläge oder durch die Art und Weise, wie sie die Vegetation treffen, zustande kommen.

Dem Nebel schreibt man besonders in der Form, wie er sich als Großstadtnebel, z. B. in London, zeigt, schädliche Einwirkung auf die Vegetation zu (54). Es kommen zwei verschiedene Verhältnisse dabei wesentlich in Betracht, erstens der Lichtmangel, und zweitens die in dem Nebel enthaltenen und mit demselben auf die Pflanzen sich absetzenden schädlichen Stoffe, als deren Träger der Ruß anzusehen sein dürfte (s. Rauchschäden).

Im übrigen ist wohl der Nebel im wesentlichen nur insofern von Bedeutung, als er den Sporen schädlicher Pilze günstige Keimungsbedingungen schafft. Es handelt sich dabei aber wesentlich um solche Nebel, die, oft in Verbindung mit Regen, in der wärmeren Jahreszeit eintreten, weniger um die kalten Nebel des Herbstes und Winters. Als ein besonderer Fall sei die Art und Weise erwähnt, wie die Baumwollkulturen besonders in Ägypten durch Nebel geschädigt werden sollen (55); die Feuchtigkeit der Luft hemmt das Austrocknen der Kapseln und gibt dadurch den Schwärzepilzen Gelegenheit, sich anzusiedeln, auch zwischen die Fruchthaare einzudringen und so die Baumwolle minderwertig zu machen.

Dem Tau, der als Erfrischer der Vegetation in regenloser Zeit eine nützliche Rolle spielt, kommt ohne Zweifel insofern oft eine schädliche Wirkung zu, als er gleichfalls den Sporen parasitischer Pilze genügende Feuchtigkeit zuführt, daß sie keimen und ihre Keimschläuche in die Pflanzen eindringen lassen können.

Der Regen ist als wesentlichste Quelle der Bodenfeuchtigkeit einer der wichtigsten Faktoren für das Gedeihen der Pflanzen; die durch Regenmangel und infolgedessen durch Wassermangel im Boden und Trockenheit der Luft entstehenden Schäden sind bei

weitem zahlreicher und von größerer Bedeutung als die durch ein Übermaß an Feuchtigkeit entstehenden. Es ist von beiden in anderem Zusammenhang die Rede gewesen. Daß wolkenbruchartige Regen, die ja nur ausnahmsweise vorkommen, mechanische Verletzungen herbeiführen, und daß die bei solchen Gelegenheiten von Abhängen herunterstürzenden Gewässer Äcker verschlämmen und schwach bewurzelte Pflanzen fortreißen können, sei hier nur erwähnt. Im übrigen ist darauf hinzuweisen, daß lange Regenperioden durch den damit verbundenen Mangel an Licht und die Erniedrigung der Temperatur die Lebensprozesse der Pflanzen herabsetzen, das Zustandekommen der Befruchtung (Obstbäume) und auch die Reifung der Früchte hemmen und dadurch zu mangelhaften Ernten führen können.

Daß starke und häufige Regen die Entwickelung der Parasiten fördern, läßt sich nur mit einer gewissen Einschränkung behaupten. Die Feuchtigkeit fördert zwar die Keimung, der Regen wird dagegen eher die Sporen von den Blättern abspülen und das für das Eindringen der Keimschläuche nötige Festhaften hindern. Von Einfluß ist auch die Temperatur, unter welcher die Einwirkung der Feuchtigkeit stattfindet.

Hagelwetter sind eine sehr häufige Ursache mehr oder weniger starker mechanischer Beschädigungen der Pflanzen. Starke Schauer können die Blätter zerschlagen, die Halme des Getreides und die Ähren knicken, die Rinde einjähriger Baumzweige verletzen usw. Mitunter kommt es zu Quetschungen der inneren weichen Gewebe, während die derbere Epidermis dem Schlag widersteht. So entstehen weiße Flecken an Getreidehalmen und Blättern, indem die gequetschten Gewebe unter der Epidermis vertrocknen und sich mit Luft füllen. An saftigen Früchten bräunen sich die gequetschten Massen und grenzen sich mit Kork ab; es entstehen eingesunkene Stellen an der Oberfläche oder verhärtete Blasen im Innern. Starke Schäden am Laube können zu einer wesentlichen Beeinträchtigung der Ernte an Früchten oder Knollen führen.

Gelegentlich hat man Wirkungen besonderer Art infolge der Zerstörung des Laubes durch Hagel wahrgenommen; an Weizen sind Durchwachsungen der Ähren beobachtet worden, und am Hopfen (56) Vergrünungen der Blütenstände, die dem sogenannten brauschen Hopfen oder der Gelte des Hopfens entsprachen (vgl. Bildungsabweichungen).

Der **Wind** macht sich vielfach als Schädiger der Baumvegetation bemerkbar. Starker Wind stürzt ganze Stämme um (Windwurf) oder bricht sie oder die Äste ab (Windbruch). Vorherrschen einer bestimmten Windrichtung führt zu schiefer Stellung der Stämme; die Kronen erfahren dabei nicht selten eine einseitig fahnenartige Ausbildung (scherende Wirkung des Windes), die wohl weniger durch Abbrechen der Äste zu erklären ist, als vielmehr durch die ausdörrende Wirkung des Windes auf die zunächst getroffenen Teile, und durch den Widerstand, den der Wind den ihm entgegenwachsenden Zweigen entgegensetzt. An der Meeresküste und an der Höhengrenze des Baumwuchses treten Krüppelformen der Bäume auf, wesentlich oder wenigstens zum größeren Teile infolge von Windwirkung. Es ist vermutet worden, daß die bei Erschütterung von Pflanzenteilen eintretende erhöhte Zuckerkonzentration des Zellsaftes eine raschere durch Zellwandverdickung eintretende Fixierung jüngerer Zweige in gekrümmter Lage ermögliche (57). Windbeschädigungen an Blättern können in mechanischen Verletzungen bestehen. Wichtiger ist ein Verdorren der Blattränder (Fig. 8), das infolge der durch trockenen Wind gesteigerten Verdunstung entsteht, weil die äußersten Randpartien der Blätter hinsichtlich der Wasserzufuhr die ungünstigsten, hinsichtlich der Verdunstung aber die günstigsten Bedingungen aufweisen. Es zeigt sich, daß Blätter, deren feinste Adern nach dem Rande zu auslaufen, dieser Randdürre mehr ausgesetzt sind, als solche, bei denen die äußersten Adern dem Rande entsprechend bogenförmig verlaufen. Vermutlich wird dieses Verdorren durch den Wind nur dann zur Geltung kommen, wenn die Wasserzufuhr durch die Wurzeln eine ungenügende ist, also in Perioden dürrer Witterung. Die bei Mombach beobachtete Aprikosenkrankheit



Fig. 8.
Blatt der Roßkastanie mit Windbeschädigung an den Blatträndern.
(Nach Bruck, Bot. Centralbl. XX. Beih.)

ist als eine derartige Windwirkung, von anderer Seite jedoch als Folge von Sonnenbrand aufgefaßt worden (58).

Blitzschläge beschädigen nicht selten die Bäume, und zwar namentlich solche, die wenig harzige oder ölartige Bestandteile enthalten. Die besten Leitungsgewebe für die elektrische Entladung scheinen das Jungholz und sodann die äußere Rinde zu sein, während das Kambium wegen seines größeren Fettgehaltes oft weniger gut leitet. Die hauptsächlichste Wirkung des Funkens scheint in einer Verdampfung des Saftes zu bestehen; es wird dadurch längs seiner Bahn die Rinde explosionsartig abgesprengt, auch das Holz teilweise zersplittert. In andern Fällen erzeugen die Blitzschläge nur innere Wunden, die Ähnlichkeit mit den inneren Frostwunden haben und auch in ähnlicher Weise verheilen; auf gewisse Unterschiede hat Sorauer aufmerksam gemacht. Man hat Beispiele, daß derselbe Baum wiederholt vom Blitze getroffen ist und zahlreiche verheilte Spuren sich in seinem Holze finden (59). Auch Gesträuche und Ackerpflanzen werden vom Blitze getroffen, und es scheint vorzukommen, daß der Blitz sich beim Einschlagen spaltet und zahlreiche Pflanzen zugleich trifft.

Menschliche Kulturbetriebe als Krankheitsursachen.

Eine Reihe von Schädigungen erwächst der Vegetation aus den Betrieben der menschlichen Kultur. Vor allem sind es die **Verbrennungsgase** der Hüttenwerke, Fabriken und der städtischen Heizungen mit ihren Beimengungen, die krankhafte Erscheinungen hervorrufen (Rauchschäden) und den Pathologen nicht selten als Gutachter in Entschädigungsklagesachen in Anspruch nehmen (60).

Als der wesentlichste schädliche Bestandteil des Rauches gilt die schwefelige Säure, die bei der Verbrennung schwefelhaltiger Steinkohlen entsteht. Schon ein Gehalt der Luft von einem Milliontel soll wenigstens bei längerer Einwirkung schädlich sein. Naturgemäß sind die Blätter diejenigen Organe, welche durch die Schädigung zuerst leiden. Als Symptome der Vergiftung gelten das Auftreten einer fahlen bräunlichen Färbung der von den Blattadern entfernteren Teile der Blattspreiten unter Grünbleiben der näheren Umgebung der Adern (Fig. 9*a*) und bei Nadelhölzern eine Rotfärbung der Schließzellen der Spaltöffnungen. Mit der Veränderung der Blattspreite geht eine Herabsetzung der Transpiration

und der Assimilation Hand in Hand. Es ist aber bei den Schlüssen aus diesen Symptomen Vorsicht geboten, da ähnliche Wirkungen auch durch andere Ursachen herbeigeführt werden können; die Rotfärbung der Spaltöffnungen soll überhaupt kein zuverlässiges Merkmal sein. Als charakteristisch für die Rauchschäden wird eine scharfe Abgrenzung der veränderten Gewebe von den normalen angesehen. Neuerdings hat Wieler versucht, auch derjenigen Säure, die mit den Niederschlägen in den Boden gelangt, einen Einfluß auf den Rückgang der Vegetation in Rauchbezirken zuzuschreiben. Anfangs wird nach Wieler diese Säure durch die

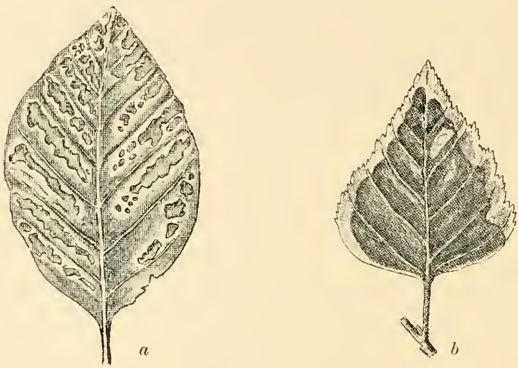


Fig. 9.
Rauchschäden, *a* durch schwefelige Säure an einem Buchenblatt, *b* durch Chlordämpfe an einem Birkenblatt.
(Nach Schröder und Reuß, Beschädigung der Vegetation durch Rauch.)

Basen des Bodens gebunden. Diese werden dadurch leichter löslich gemacht und daher durch den Regen ausgewaschen. So verarmt der Boden namentlich an Kalk, er reichert sich an an ungesättigten Humusstoffen und an den weiter hinzukommenden, nicht mehr zu neutralisierenden Säuren des Rauchs. Infolgedessen geht die vorhandene Vegetation, insbesondere die Baumvegetation zurück, und neue kommt nicht auf.

Andere giftige Substanzen, die im Rauch und in Fabrikgasen vorkommen, können gleichfalls Wirkungen auf die Vegetation ausüben. Durch Chlor und Salzsäure werden mehr die Randpartien der Blätter zum Vertrocknen gebracht (Fig. 9*b*). Das Blattgewebe

bleibt dabei mit Inhaltsbestandteilen angefüllt, während es beim langsamen Vertrocknen Zeit hat, seine Inhaltsbestandteile größtenteils zu entleeren. Fluorwasserstoff, Ammoniak und andere scharfwirkende Gase können gleichfalls schädlich werden; es ist aber nicht möglich, jeder einzelnen Substanz eine spezifische Wirkung zuzuschreiben. Eine besondere Rolle spielen gewisse organische Substanzen, wie Teer- und Asphaltdämpfe (61), Acetylen und Leuchtgas, sowie die festen Bestandteile des Rauchs, insbesondere der Ruß, der andere Stoffe absorptiv gebunden enthalten und daher als Träger derselben angesehen werden kann (vgl. Wirkungen des Nebels).

Eine andere Gruppe von Schädigungen entsteht durch die **Abwässer** aus den Bergwerks- und Hüttenbetrieben, aus Fabriken und auch durch die Abwässer der Städte, die zur Berieselung der Felder benutzt werden (62). In vielen Fällen sind Kochsalz oder andere chlorhaltige Verbindungen der schädigende Bestandteil; insbesondere auch in den Rieselwässern (s. oben). Daneben kommen, je nach der Art der technischen Betriebe, Verbindungen verschiedener Metalle und anderer Elemente (Eisen, Zink, Kupfer, Blei, Arsen usw.) in Betracht.

Es sind hier endlich noch alle diejenigen Schädigungen zu erwähnen, die sich aus den **Maßnahmen zur Hebung des Pflanzenbaues** ergeben können. Übermaß künstlicher Düngung, Anwendung von Düngemitteln, die zu hohen Chlorgehalt haben oder mit schädlichen Substanzen, wie Perchlorat im Chilesalpeter, Rhodanammonium im schwefelsauren Ammoniak und im Gasphosphat verunreinigt sind (63), schädliche Nebenwirkungen der gegen Parasiten angewandten Bekämpfungsmittel, wie Kupfer- und Arsenpräparate, Petroleum, Karbolineum usw. wären zu nennen.

Alle diese Erscheinungen sind sehr mannigfaltig und lassen sich nicht gut unter wenige einheitliche Gesichtspunkte bringen. Es ist daher nicht möglich, im Rahmen der vorliegenden Darstellung näher darauf einzugehen.

Wunden und deren Folgeerscheinungen.

Wunden kommen mitunter scheinbar durch innere Ursachen zustande, wenn z. B. saftige Früchte oder Knollen Risse bekommen und aufspringen. Der Druck der inneren Gewebe, dem die Haut-

gewebe nicht standhalten oder durch Ausdehnung nicht folgen können, ist die Ursache. Es müssen aber Stellen geringerer Widerstandsfähigkeit in den Hautgeweben vorhanden gewesen sein, die wohl oft doch durch unbemerkte Einflüsse der Außenwelt entstanden sind.

In den meisten Fällen sind bekannte oder leicht zu ermittelnde äußere Einwirkungen die Ursache der Wunden, und man kann danach unterscheiden: 1. Wunden, die durch Witterungseinflüsse entstehen, wie z. B. Schäden durch Frost, Blitzschlag, Hagelwetter, Astbruch durch Sturm oder Schneelast usw., 2. solche, die durch fressende Tiere verursacht werden, z. B. Verletzungen durch weidendes Vieh oder beißende Insekten, Schälwunden durch Wild, 3. Wunden mannigfaltiger Art, die der Mensch hervorbringt, teils beim Kulturbetrieb, z. B. beim Verpflanzen, Beschneiden, Pfropfen und Okulieren, teils bei der Nutzung der Pflanzen, z. B. durch Mähen, Anschneiden der Rinde zur Gewinnung von Harzen usw.

Jede Wunde fügt der betroffenen Pflanze einen gewissen **Schaden** zu. Derselbe ist mehr oder weniger groß, je nach dem betroffenen Organ und der Größe der Wunde selbst. Wunden an den Wurzeln, die durch unterirdisch lebende Tiere oder beim Umpflanzen entstehen, führen Störungen in der Wasser- und Nährstoffaufnahme herbei. In schweren Fällen geht die Pflanze ein, oder sie welkt und leidet so lange, bis neue Wurzeln nachgewachsen sind. Verletzungen der Rinde stören, wenn sie tief genug sind, die Tätigkeit des Kambiums und damit das Dickenwachstum der Stämme oder Zweige. Breite Rindenwunden hemmen die Abwärtswanderung der Assimilationsprodukte. Unterbrechung der Rinde im ganzen Stammumfang (Ringelung) hebt die Ernährung der Wurzel auf und führt daher zum Absterben der Pflanze, falls die Wunde nicht rechtzeitig verheilt oder nicht Stockausschlag für eine Ernährung der Wurzel sorgt; der Teil oberhalb der Ringelstelle bleibt indessen, so lange die Wurzel lebt, frisch, weil das Holz Wasser zuführt. Dagegen bewirken Wunden im Holzkörper von genügendem Umfang, die dann allerdings gleichzeitig ein Abbrechen der betroffenen Zweige herbeiführen, eine Verminderung der Wasserzufuhr und damit Welken oder Absterben der darüber befindlichen Teile. Verletzungen der Blätter verringern die Assimilationstätigkeit und stören daher die Gesamternährung der

Pflanze. Völliges und namentlich wiederholtes Entlauben führt dauernde Schwächung herbei und hemmt die Ausbildung der Blüten und Früchte, der Knollen, des Holzes.

Jede Wunde ruft **Reaktionen der betroffenen Gewebe** hervor, die an Pflanzenteilen von längerer Dauer dazu führen, den Schaden auszuheilen oder wenigstens die verletzten Teile gegen gewisse sekundäre Schädigungen zu schützen.

Wenn Teile des Holzkörpers einer Holzpflanze freigelegt werden, nimmt das Holz in der Umgebung der Wunde bis zu einer gewissen, nicht sehr großen Tiefe nach einiger Zeit eine dunklere Farbe an (Fig. 12*c*). Es handelt sich dabei weniger um Folgen der Einwirkung der Atmosphärilien, sondern es werden von den lebenden Elementen des Holzes gummiartige Stoffe abgeschieden und in die Gefäße eingelagert, so daß diese verstopft werden. Wenn das Kernholz der betreffenden Pflanzen sich durch die Abscheidung bestimmter Stoffe, insbesondere solcher von charakteristischer Färbung, auszeichnet, so findet man dieselben Substanzen in dem an die Wunden angrenzenden Holze wieder. Bei den Koniferen und einigen anderen Pflanzen tritt Harz an die Stelle des Gummis. Durch die Gefäßverstopfung wird die Durchlässigkeit des Holzes sowohl für Wasser, wie für Luft aufgehoben, so daß das veränderte Holz als eine Art Schutzholz fungiert, welches das unversehrte Holz von der Außenwelt abschließt (64). In andern Fällen wird der Verschluß der Gefäße durch Thyllen bewirkt, Wucherungen der an die Gefäße angrenzenden parenchymatischen Zellen, die als Blasen durch die Tüpfel in die Gefäße eindringen. Pflanzen, die auch ohne Verwundung Sekrete bilden, sind im Falle einer Verwundung schon durch diese bis zu einem gewissen Grade geschützt; Milchsaft oder Harz treten bei Verwundung hervor und hüllen die Wunde mehr oder weniger ein. In manchen Fällen erfährt die Absonderung dieser Substanzen durch die Verwundung eine Steigerung. So kommt es bei Koniferen zum Harzfluß, bei Steinobstbäumen zum Gummifluß. Die Sekrete zahlreicher, besonders ausländischer Pflanzen sind technisch wichtig und werden durch Anbringung geeigneter Wunden gewonnen.

Die **Heilung** der Wunden geht verschieden weit; sie vermag aber nicht, den früheren Zustand vollkommen wieder herzustellen, so daß verheilte Wunden auch später noch an bestimmten Er-

scheinungen kenntlich sind. Die verletzten Zellen gehen zu Grunde; als Ausnahmen wären die Zellen der großen einzelligen Algen (Siphoneen) zu nennen. In der Regel sind es die an die Wunde angrenzenden unverletzten Zellen, von denen die zur Verheilung führenden Neubildungen ausgehen.

Die erste Form der Verheilung ist die durch Wundkork (65). Sie ist die gewöhnliche Art der Heilung oberflächlicher Rindenwunden, der Wunden an fleischigen Wurzeln und Knollen, an krautigen Stengeln und Blattstielen, zum Teil auch an Blattflächen. In den Zellen der unverletzten Schicht, die an die Wunde grenzt, treten, obgleich sie sich bereits im Zustande des Dauergewebes befanden, Zellteilungen auf. Die neuen Zellwände sind der Wundfläche parallel orientiert. So kommt ein Meristem zustande, welches nun beginnt, eine Korkschicht zu bilden, die sich ringsum an das unverletzte Hautgewebe ansetzt und damit die Wunde schließt. Selbst große Wundflächen können auf diese Weise verheilen. Eine geschälte Kartoffel z. B. kann sich unter günstigen Umständen ringsherum mit einer neuen Korkschale umgeben.

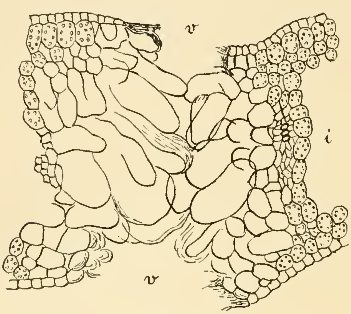


Fig. 10.
Kallusbildung in einer Schnittwunde an einem Blatte von *Leucojum vernum*. Der große Interzellularraum, durch den die Wunde *v v* ging, wird durch Kallus ausgefüllt. *i* angrenzender unversehrter Interzellularraum. (Nach Frank, Krankheiten der Pflanzen.)

Die zweite Form der Verheilung ist die durch Kallus. Der Ausdruck Kallus bezeichnet das Gewebe, das durch Auswachsen aller derjenigen an die Wundfläche grenzenden Zellen entsteht, die noch lebendes Protoplasma haben, also im wesentlichen aller parenchymatischen Elemente. Zellen, deren Membranen verkorkt oder verholzt sind, insbesondere die Bastfasern und Sklerenchymzellen, die Tracheiden und die Gefäße, soweit diese nicht Thyllen enthalten, sowie die Epidermiszellen beteiligen sich nicht an der Kallusbildung. Im einfachsten Falle wölben sich die Zellen stark vor, dehnen sich auch seitlich aus und verschmelzen zu einer geschlossenen Schicht, deren nach außen grenzende Membranen eine

korkähnliche Beschaffenheit annehmen (66). So verhalten sich Wunden in Blättern; kleinere Verletzungen können durch die sich vorwölbenden Kalluszellen vollständig ausgefüllt werden.

In der Regel sind mit der Vorwölbung der Zellen zugleich Zellteilungen verknüpft. Es entsteht ein parenchymatisches Gewebe, das nicht nur senkrecht zur Wundfläche wächst, sondern auch seitlich vorquillt und diejenigen Gewebeelemente überdeckt, die sich nicht an der Kallusbildung beteiligen. In den äußeren Schichten kommt meist ein Korkmeristem zur Entwickelung, aus dem eine abschließende Korkschicht hervorgeht. Auf diese Weise wird die Schnittfläche von Stecklingen mit einer Kalluskappe bedeckt (67). Mitunter bilden sich sklerenchymatische Elemente und einzelne Gefäße in derselben aus; eine zusammenhängende Kambiumschicht kommt seltener zustande.

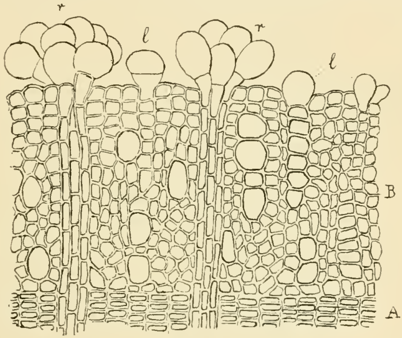


Fig. 11.
Beginnende Kallusbildung aus Markstrahlen (*r*) und Holzparenchym (*l*) an entrindetem Lindenholz. *A* Herbstholz des voraufgehenden Jahrringes. *B* Frühjahrsholz.
(Nach Trécul, Ann. sc. nat. 1853.)

An Schälwunden, die durch Ablösung der Rinde an Holzpflanzen entstehen, kann, falls die Wundfläche geschützt wird, eine Regeneration der Rinde eintreten (68). Die stehengebliebenen Kambiumzellen und die noch mit lebendem Protoplasma versehenen Holzelemente, insbesondere die Markstrahlzellen und auch wohl Holzparenchymzellen lassen ein Kallusgewebe aus sich hervorgehen (Fig. 11). In diesem bildet sich außen ein Korkmeristem und innen ein Kambium aus, welche die entfernten Gewebe wieder ersetzen. Natürlich ist die Wiederherstellung keine vollkommene. Die Spuren der Verletzung bleiben in Unregelmäßigkeiten des Ersatzgewebes und seines Anschlusses später nachweisbar.

In der Regel tritt an Wunden, die den Holzkörper freilegen, im Bereich des Holzkörpers selbst keine Kallusbildung ein. Dies

gilt insbesondere für Querschnittswunden; aber auch an Schälwunden vertrocknen die regenerationsfähigen Zellen meist, bevor Neubildungen aus ihnen hervorgehen können. Die Verheilung erfolgt in diesen Fällen langsam durch den Vorgang der Überwallung. Das Kambium und die angrenzenden Schichten des Phloëms erzeugen einen Kallus, der aus isodiametrischen Zellen besteht. In dem gesunden, an die Wunde grenzenden Rindengewebe entsteht ein Korkmeristem, das sich nach dem Kallus hinüber zieht und an der Oberfläche desselben fortsetzt, so daß die Wunde also, soweit sie die Rinde betrifft, nach einiger Zeit durch eine Korkschicht abgeschlossen ist, die an der Oberfläche des vorgequollenen Kallus nach dem freiliegenden Holze hin umbiegt. Aus den innersten Teilen dieses Kallus entsteht ein Kambium, das dem Korkmeristem annähernd parallel liegt und sich an das unverändert gebliebene Kambium des Zweiges ansetzt. Der zwischen den Meristemen liegende Kallus nimmt den Charakter des Rindengewebes an. Das Kambium beginnt dann, nach außen Holz, nach innen Bast zu bilden. So entsteht ein „Überwallungswulst“ um die Wunde herum, der über das freiliegende Holz vorquillt, die Wunde mehr und mehr einengt und sie im Laufe der Jahre zuletzt ganz schließen kann (Fig. 12 und 13). Zu einer organischen Verschmelzung der neugebildeten Gewebe mit der Wundfläche kommt es dabei allerdings nicht; auch nach vollständiger Überwallung bleiben die Wundflächen im Innern des Holzes noch sichtbar (69). Das durch Überwallung entstehende Wundholz hat abweichende Struktur; es ähnelt oft dem Maserholz (70), das infolge übermäßiger aber nicht zu wirklicher Verzweigung führender Knospenbildung entsteht.

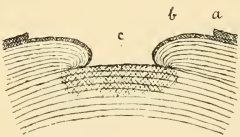


Fig. 12.
Überwallung einer seitlichen Wunde. *a* Wundrand der alten Rinde. *b* Überwallungswulst. *c* Schutzholz. (Schematisch.)

Wunden, die nicht verheilt sind, gewähren Wundparasiten und fäulniserregenden Organismen einen willkommenen Ansiedelungspunkt und zusagende Nahrung. Insbesondere dringen zahlreiche holzbewohnende Pilze von unverheilten Wunden aus gegen die gesunden Gewebe vor (Fig. 13). Daher ist geeignete Wundbehandlung eine wichtige Maßregel der Baumpflege, denn die

Verheilung durch Überwallung findet sehr langsam statt, und das Schutzholz schützt gegen die Parasiten meistens nicht.

An dieser Stelle mögen noch die sog. Schleimflüsse der Bäume (71) erwähnt sein, schleimig-wässerige Absonderungen an



Fig. 13.
Teil des Stammes eines Apfelbaums mit großen Astwunden, die durch Überwallung nur teilweise geheilt sind. An der einen Wunde ein Fruchtkörper der *Armillaria dimidiata*.
(Original.)

Baumstämmen, in denen eine ganz spezifische Genossenschaft verschiedenartiger Bakterien, Hefepilze und echter Pilze lebt, die in dem Schleim selbst Gärungen hervorrufen. Man unterscheidet verschiedene Formen, weißen, roten, braunen, schwarzen Schleimfluß. Die Primärursache sind Wunden. Wieweit die

Bakterien und Pilze aktiv beteiligt sind, ist noch nicht genügend untersucht.

Charakteristische Wucherungen, die man als Krebs bezeichnet, kommen zustande, wenn es dem Überwallungswulste nicht gelingt, die Wunde zu schließen, weil diese, obgleich anfangs klein, aus verschiedenen Gründen sich ständig vergrößert (72). Die primäre Ursache der Wunde ist dabei gleichgültig; das entscheidende ist, daß es nicht zur Verheilung der Wunde kommt, weil das Kambium der neugebildeten Überwallung immer wieder abgetötet wird. Der Umfang des normalen Teils des Zweiges nimmt dabei nicht dem Dickenwachstum entsprechend zu, die Abwärtsleitung der von oben zufließenden plastischen Stoffe wird erschwert, sie sammeln sich vielmehr an der Krebsstelle an und fördern dadurch wiederum die übermäßige Vergrößerung der Überwallungswulste. So entstehen knollige und wulstige Wucherungen, welche die seitlich liegende, in der Regel vertiefte Wunde umgeben (Fig. 14 und 54). Ihr Durchmesser ist oft mehrere Male so groß wie der des Zweiges. Das Holz, welches die Überwallungswulste ausbilden, ist wesentlich parenchymatischer Natur; es ist viel weicher und enthält erheblich weniger Trockensubstanz als das normale Holz, z. B. am Krebs der Kirsche nur 45 % gegen ca. 67 % im normalen Holz (73). Dagegen pflegt es reich an Stärke zu sein. Im Querschnitt findet man eine fächerartige Ausbreitung der Holzschichten in der Richtung nach den peripherischen Teilen hin.

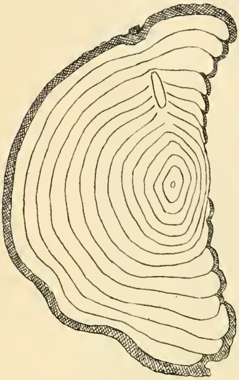


Fig. 14.
Querschnitt durch einen Lärchenstamm an einer durch *Dasyscypha Willkommii* hervorgerufenen Krebsstelle. (Original.)

Mitunter schließt sich der Krebs bis auf eine enge Spalte; im übrigen sind die Erscheinungen die gleichen. Diese Form, die übrigens mit dem gewöhnlichen offenen Krebs durch Übergänge verbunden ist, wird als geschlossener Krebs bezeichnet.

Als die eigentliche Ursache der Krebsbildung muß diejenige angesehen werden, welche die normale Wundverheilung hindert. Diese bestimmt auch den Charakter des Krebses.

In vielen Fällen handelt es sich um Pilze, die alljährlich gegen die neugebildeten Überwallungsschichten weiter wachsen und dieselben wieder abtöten. Besonders *Nectria ditissima* (*N. galligena*) erzeugt charakteristische Krebsbildungen (74) an Rotbuchen, Apfelbäumen usw. (Fig. 54). Für den Krebs der Lärche ist *Dasyscypha Willkommii* die Ursache (Fig. 14). Ein Krebs am Efeu soll durch Bakterien hervorgerufen werden (75). In andern Fällen sind schädliche Insekten die Ursache, daß die Krebswunden nicht heilen, so die Blutlaus an Obstbäumen (76). Endlich soll es Krebswucherungen geben, die allein durch Frost hervorgerufen werden (s. oben).

Als Folgen des Frostes hat man eine Anzahl auffälliger und von dem gewöhnlichen Typus abweichender krebsartiger Wucherungen aufgefaßt, die an Kirschen, Spiräen und Brombeeren vorkommen und bei denen eine parasitäre Ursache noch nicht gefunden ist (77). Der Grind des Weinstocks wird jetzt als eine durch Bakterien erzeugte Krankheit angesehen (s. crown-gall).

Nach dem Verlust von Gliedern der Pflanze kann bis zu einem gewissen Grade eine Reproduktion der verloren gegangenen Teile stattfinden (78). Verlorene Wurzeln werden durch neue ersetzt, die oft an Stellen entstehen, wo sich normalerweise keine Wurzeln bilden. Hierher wären auch die Wurzeln zu rechnen, die sich an Stecklingen bilden. Sie entstehen meist aus dem Kambium oberhalb des Kallus. Jüngere Zweige, die z. B. durch Verbeißen durch Wild verloren gehen, werden durch Auswachsen der an der Basis der Zweige vorhandenen Achselknospen, die normalerweise nicht austreiben (schlafende Knospen), ersetzt. Bei wiederholtem Verlust der Triebe entfalten sich mitunter noch akzessorische oder sekundäre Knospen, die zum Teil erst neu angelegt werden; in solchen Fällen kann eine besenartige Verzweigung zustande kommen. Nach dem Verlust des ganzen Stammes gelangen bei Laubhölzern in der Rinde unter der Wundfläche oder in der Überwallung Adventivknospen zur Entwickelung, die den stehengebliebenen Stumpf mit einem Kranze von Stockausschlag oder Wurzelausschlag umgeben. Von Nadelhölzern bildet nur die Lärche Stockausschläge. Mitunter zeigt der Stockausschlag etwas abweichende morphologische Eigenschaften, z. B. bei Pappeln und Zitterpappeln. Beim Verlust der Blätter kann durch das Austreiben entwickelungsfähiger Knospen eine Neu-

belaubung eintreten, wenigstens dann, wenn die Entlaubung in früher Jahreszeit stattgefunden hat. Stets ist aber die zweite Belaubung schwächer als die erste, weil die Assimilationstätigkeit längere Zeit hindurch gestört war. Wiederherstellung eines neuen Vegetationspunktes aus dem Kallus kommt selten vor. Beobachtungen liegen vor über Wurzelspitzen von Mais und Leguminosen (79).

Alle diese Erscheinungen gehören nur insoweit in die Pathologie, als sie Reaktionen der Pflanze auf ihr zugefügte Schädigungen sind und abnorme Zustände dadurch zustande kommen.

Lebende Organismen als Krankheitserreger.

Wenn andere lebende Organismen bei dem Zustandekommen von Pflanzenkrankheiten beteiligt sind, wird das Krankheitsbild wesentlich durch diese bestimmt, auch wenn sie nicht die ersten Urheber der Krankheit sind. Die Symptome der Krankheit sind in den meisten Fällen für die lebenden Erreger in hohem Grade charakteristisch und im allgemeinen viel bestimmter als bei den durch Einwirkungen der leblosen Außenwelt hervorgerufenen Krankheiten. Wir sind zwar weit davon entfernt, die Wechselwirkung zwischen dem lebenden Krankheitserreger und den kranken Pflanzen in jeder Beziehung zu verstehen, aber der Zusammenhang zwischen Ursache und Wirkung wird doch viel eindringlicher vor Augen geführt, wenn es gelingt, am Herde der Krankheit einen Organismus aufzufinden, der als Ursache derselben angesehen werden kann.

Alle Krankheiten, die durch lebende Organismen hervorgerufen werden, sind mehr oder weniger ansteckend, d. h. sie können dadurch auf bisher gesunde Pflanzen übertragen werden, daß die erregenden Organismen oder ihre Keime auf diese hinüberwandern oder durch Einflüsse der Außenwelt hinüberbefördert werden und sich dort ansiedeln. Es ist daher vielfach auch möglich, durch künstliche Infektion die Krankheit hervorzurufen und also die ursächliche Bedeutung des fremden Organismus für die Krankheit zu prüfen oder nachzuweisen, sowie auf demselben Wege die Entwickelung der Krankheit von ihren ersten Anfängen an zu beobachten und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen zu ermitteln. Auch für die praktische Aufgabe der Bekämpfung der Krankheiten ergeben sich aus diesen Verhältnissen wichtige Winke.

Bei der Untersuchung jeder bisher unbekannten Krankheit ist daher die Beantwortung der Frage, ob lebende Erreger zugegen sind oder nicht, in erster Linie wichtig.

Um zu einem Verständnis der Wirkungsweise der organischen Krankheitserreger und Krankheitsbegleiter zu kommen, ist es notwendig, auf die **Ernährungserscheinungen** der Pflanzen und Tiere einen Blick zu werfen (80).

Die grünen chlorophyllhaltigen Pflanzen haben mit wenigen Ausnahmen das Vermögen, ihre Körpersubstanz aus rein anorganischer Nahrung aufzubauen. Sie entnehmen aus der Kohlensäure der Luft den Kohlenstoff, aus dem Erdboden das Wasser und mit diesem zugleich gewisse Salze, die darin gelöst sind (vgl. chemische Verhältnisse des Bodens), und bilden daraus die mannigfaltigen Substanzen, die ihren Körper zusammensetzen, zunächst die Kohlehydrate, dann die eiweißartigen Substanzen usw. Man bezeichnet diese Ernährungsweise als autotroph. Die mit rotem, braunem oder blaugrünem Farbstoff versehenen Algen verhalten sich ähnlich. Die etwas abweichenden grünen Halbschmarotzer werden unten besonders erwähnt werden.

Der wesentlichste Vorgang bei der autotrophen Ernährung ist die Bildung der Kohlehydrate durch Assimilation des Kohlenstoffs; der Sitz dieses Prozesses sind die grünen, chlorophyllhaltigen Zellen, und der wesentlich wirksame äußere Faktor ist das Licht.

Den chlorophyllfreien Pflanzen fehlt das Vermögen, selbst Kohlenstoff zu assimilieren. Sie bedürfen fertiger organischer Substanz zu ihrer Ernährung und sind daher in letzter Linie darauf angewiesen, daß von grünen Pflanzen vorher organische Substanz gebildet worden ist, die sie sich direkt oder auf Umwegen zunutze machen können. Man bezeichnet ihre Ernährungsweise als heterotroph. Eine Ausnahme bilden nur gewisse Bakterien von sehr eigenartiger Lebensweise (Nitrobakterien).

Ein Teil der heterotrophen Pflanzen dringt in lebende Pflanzen- und Tierkörper ein und entnimmt denselben direkt seine Nahrung, andere ernähren sich von den Ausscheidungen der Tiere, von abgestorbenen Pflanzenteilen oder von den Überresten der toten Tier- und Pflanzenleiber. Die erste Gruppe nennt man Schmarotzerpflanzen oder Parasiten, die zweite Gruppe sind die Saprophyten oder Fäulnisbewohner. Die Parasiten sind Erreger

von Krankheiten; indem sie den lebenden Organismus befallen, schädigen sie ihn auf verschiedene Weise. Die Fäulnisbewohner sind an sich harmlos. Sie helfen die organischen Reste in die einfachsten Verbindungen zurückzuführen und werden dadurch für den Gesamtkreislauf des Stoffs in der Natur und für die Ernährung neuer autotropher Pflanzen wichtig. Aber sie siedeln sich auch nicht selten auf den durch Parasiten oder auf andere Weise getöteten Organen der Pflanzen an und können dann die Zerstörung fortsetzen oder dem ursprünglichen Krankheitszustande einen andern Charakter verleihen.

Scharfe Grenzen zwischen diesen verschiedenen Formen der Ernährung lassen sich nicht ziehen. Schon die Grenze zwischen der autotrophen und der heterotrophen Ernährung ist keine scharfe. Jede grüne Pflanze hat Teile, die nicht selbst assimilieren, sondern auf die fertig gebildete Nahrung angewiesen sind, die ihnen von den grünen Teilen zugeführt wird, die Wurzeln, Knollen, Samen usw. Selbst grüne Pflanzenteile vermögen unter Umständen aus Lösungen organische Substanz aufzunehmen und Stärke daraus zu bilden (81). Wenn ein Pilz oder auch ein phanerogamer Parasit in die Gewebe einer Nährpflanze eindringt und diesen seine Nahrung entnimmt, so ist das in einem gewissen Sinne derselbe Vorgang, als wenn der junge Embryo im heranwachsenden Samen auf Kosten der Mutterpflanze ernährt wird.

Ebensowenig scharf ist die Grenze zwischen der parasitischen und der saprophytischen Ernährung. Ein Teil der Parasiten scheint in der Tat seine Nahrung nur aus den lebenden Geweben seiner Nährpflanzen schöpfen zu können. Diese, die Parasiten im strengsten Sinne, bilden das eine Extrem, dem die reinen Saprophyten, die lebende Gewebe überhaupt nicht anzugreifen vermögen, als das andere gegenüberstehen. Zahlreiche Parasiten aber vermitteln zwischen den beiden Extremen. Sie vermögen in mehr oder weniger ausgeprägter Weise lebende Organismen zu befallen, aber sie lassen sich auch auf künstlichem Nährboden saprophytisch ernähren, und viele leben auch in der Natur zeitweilig saprophytisch. Sie beginnen z. B. ihren Angriff als echte Parasiten, vollenden aber dann ihre Entwickelung auf den durch ihre Wirkung abgetöteten Organen (blattfleckenbildende Ascomyceten), oder sie siedeln sich auf abgestorbenen Teilen als Saprophyten an und gehen dann zum Angriff gegen die lebenden Gewebe vor

(*Nectria* und andere Wundparasiten). Es wird auf diese Verhältnisse noch des weiteren zurückzukommen sein.

Welcher Art die Stoffe sind, welche die Parasiten ihren Wirten entnehmen, ist eine noch wenig bearbeitete Frage. Für diejenigen Parasiten, die auch auf künstlichem Nährboden wachsen, kann man durch verschiedene Zusammensetzung der Nährböden entscheiden, ob bestimmte Stoffe für die Ernährung tauglich sind oder nicht. Systematische Versuche liegen nicht vor, da die Physiologen, die genauere Versuche angestellt haben, meist die leicht wachsenden Saprophyten bei ihren Versuchen herangezogen haben. Immerhin kann man sagen, daß die Parasiten, die überhaupt in Reinkultur wachsen, mit ziemlich verschiedenen Nährböden vorlieb nehmen, seien es sterilisierte Pflanzenteile wie Kartoffeln, Möhren und dgl., oder Auszüge aus Pflanzen, z. B. Pflaumensaft, oder auch künstlich zusammengesetzte Präparate, die z. B. Zuckerarten oder andere Kohlehydrate, organische Säuren, Pepton, Asparagin usw. enthalten. Wichtig wäre es, die einzelnen Substanzen genauer zu prüfen und namentlich ihren Einfluß und den ihrer Konzentration auf die Sporenbildung festzustellen (82).

Die echten Parasiten entziehen sich bisher der experimentellen Erforschung derartiger Fragen. Es ist zwar wahrscheinlich, daß es sich bei ihnen zum Teil um dieselben oder um ähnliche Stoffe handelt, wie die Saprophyten sie aufnehmen, z. B. um lösliche Kohlehydrate und lösliche Stickstoffverbindungen, die zum Eiweißaufbau geeignet sind; es muß aber doch bei den echten Parasiten noch ein besonderer, aus dem Leben der Zellen resultierender Faktor eine Rolle mit spielen, über den sich bisher nichts sagen läßt.

Die Ernährung der Tiere ist stets heterotroph. Die Pflanzenfresser verzehren direkt die von den Pflanzen produzierte organische Substanz, und die tierischen Parasiten der Pflanzen dringen in die lebenden Pflanzen ein. Die Fleischfresser verzehren in der Regel Pflanzenfresser; die Parasiten im Tierkörper schließen sich ihnen am nächsten an. Endlich gibt es auch unter den Tieren solche, die den Saprophyten entsprechend sich von den faulenden Überresten früherer Tier- und Pflanzenkörper ernähren.

Im einzelnen mag die Besprechung der durch die Parasiten hervorgerufenen Erscheinungen an die Hauptgruppen derselben angeschlossen werden.

Pilze.

Pilze sind die bestimmende Ursache außerordentlich zahlreicher und mannigfaltiger Pflanzenkrankheiten. Bei jeder Krankheit, die zur Untersuchung kommt, wird man die Frage, ob Pilze zugegen sind, stets als eine der wichtigsten in erster Linie zu beantworten haben.

Die Pilze bilden eine Hauptabteilung der niedrigsten Kryptogamen oder Thallophyten (83). Ihre **Merkmale** sind erstens der völlige Mangel des Chlorophylls, zweitens die charakteristische Ausbildung ihres Vegetationskörpers, den man als Mycelium bezeichnet, und drittens die besondere Art ihrer Vermehrungsorgane oder Sporen im weiteren Sinne.

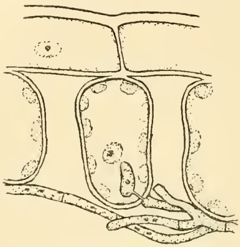


Fig. 15.
Interzellulare Hyphen von *Puccinia simplex*, in eine Zelle ein Haustorium sendend.
(Nach Klebahn, Z. f. Pflanzenkr. 1900.)

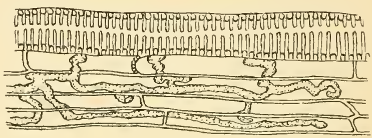
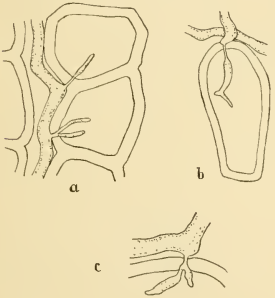


Fig. 16.
Intrazellular in Zellen eines Gefäßbündels verlaufende Hyphen von *Gnomonia veneta*.
(Nach Klebahn, Jahrb. f. wissensch. Bot. XLI.)

Das Mycel besteht aus fadenförmigen Elementen, die man Pilzfäden oder Hyphen nennt (Fig. 15, 16, 17, 18, 36). Sie verästeln sich in charakteristischer Weise, krümmen sich oft mannigfaltig und verflechten sich in vielen Fällen zu kleineren oder größeren Gewebekörpern (Plektenchym), deren anatomischer Bau manchmal dem Parenchym der höheren Pflanzen ähnlich wird (Pseudoparenchym, Fig. 37e, Wand des Gehäuses). Sie bestehen aus den meist schlauchförmig entwickelten Pilzzellen, haben also außen eine Membran und enthalten im Innern Protoplasma mit Zellkernen und andern Zellbestandteilen. In der Gruppe der Phycomyceten oder Algenpilze besteht das ganze Mycel aus einer einzigen Zelle (Fig. 17*d*). Bei den übrigen Pilzen (Mycomyceten) sind die Hyphen durch Querwände geteilt und daher vielzellig. Nur einem kleinen Teil der niedrigsten Algenpilze (Chytridineen) fehlt die charakteristische Ausbildung der Hyphen ganz oder fast ganz.

Das Mycel verbreitet sich entweder nur zwischen den Zellen (interzellular, Fig. 15, 17, 36), oder es dringt in das Innere der Zellen ein (intrazellular, Fig. 16), oder es verbreitet sich ohne Unterschied sowohl innerhalb wie außerhalb der Zellen (Fig. 18). Mitunter wechselt das Verhalten an demselben Mycel, indem es an bestimmten Stellen interzellular, an andern intrazellular ist. Ein besonderer Fall des interzellularen Wachstums des Mycels ist der, daß die Hyphen in die Membran zwischen den Zellen eindringen, wobei sie anscheinend die Mittellamelle lösen (Fig. 50). Mitunter findet man auch Hyphen in der Außenwand der Epidermiszellen unter der Kutikula. Das interzellulare Mycel sendet in vielen Fällen Saugorgane, Haustorien, in die Zellen hinein (Fig. 15, 17,



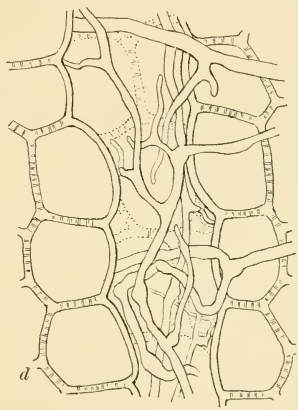


Fig. 17.
a, *b* interzellulare Hyphen von *Phytophthora Syringae*, Haustorien in die Zellen sendend. *c* Membranstück mit Hyphe und Haustorium, stärker vergrößert. *d* einzelliges Mycel in einer Interzellularspalte der Rinde.
(Nach Klebahn, Krankh. d. Flieders.)

44, 50). Bei den Meltaupilzen bleibt das Mycel ganz außerhalb der Gewebe (Fig. 53) und schickt nur Haustorien in die Epidermis. Sklerotien nennt man erhärtende Gewebekörper aus dicht verflochtenen Hyphen (Fig. 31, 33). Sie erfüllen die Aufgabe, das Mycel im Ruhezustande längere Zeit zu erhalten. Wenn sie auskeimen, bilden sie Fruchtkörper, Konidienträger oder auch nur Mycel. Die Sporen sind von sehr verschiedener, aber für die einzelnen Pilzformen charakteristischer Beschaffenheit. Sie sind

einzellig oder mehrzellig, einfach rund, oval, fadenförmig oder auch von sehr verwickelter Gestalt (Fig. 21, 22, 23). Die Membran ist glatt oder in mannigfacher Weise mit Warzen, Stacheln oder Leisten besetzt. Schwärmsporen sind Sporen ohne Membran, die durch Geißeln frei beweglich sind (Fig. 19). Die Sporen entstehen in einigen Fällen einzeln, in Ketten oder in andern Gruppen an den Enden von Hyphen, die entweder einfach sind (Fig. 37*a*) oder als Konidienträger oder als Basidien (Fig. 20, 22*b*, 23, 26) eine charakteristische Form zeigen; mitunter werden sie im Verlaufe von Hyphen (interkalar) gebildet; in noch andern Fällen entstehen sie im Innern aufgeschwollener Hyphenzellen, die je nach ihrer besondern Ausgestaltung und der Art ihrer Entstehung und ihres Verhaltens als Sporangien, Oogonien und Asci unterschieden werden (Fig. 19, 24, 27). Die sporentragenden Hyphen finden sich entweder vereinzelt (Konidienträger, Fig. 20, 26, 37*a*, 40, 57) oder zu flächenförmigen Lagern (Hymenium) vereinigt (Fig. 37*b*, *d*, 38). Oft werden sie an der Oberfläche oder im Innern besonders geformter Fruchtkörper gebildet, die entweder mikroskopisch klein sind (Pykniden, Perithecien, Aecidien, Fig. 25, 37, 49) oder eine ansehnliche Größe erreichen (Fruchtkörper der höheren Pilze, Fig. 13, 56). Gemmen nennt man Hyphenglieder, die sich mit derber Membran umgeben haben und sporenähnliche Dauerzellen geworden sind. Die übliche Einteilung der Sporen in Sporen, Konidien, Chlamydosporen usw. läßt Klarheit vermissen und soll hier nicht weiter erörtert werden. In manchen Pilzgruppen sind für die verschiedenen nacheinander auftretenden Sporenformen besondere Namen üblich (s. besonders Uredineen). Nach der Beschaffenheit der Fruchtkörper werden die Gattungen

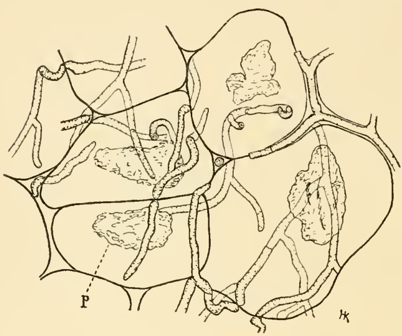


Fig. 18.
Interzellulares und intrazellulares Mycel in einer sklerotienkranken Tulpenzwiebel. Das Protoplasma der Wirtzellen geschrumpft.
(Nach Klebahn, Zeitschr. f. Pflanzenkr. XIV.)

und Arten der Pilze unterschieden und zu größeren Gruppen vereinigt.

Eine eingehendere Betrachtung der Pilze fällt außerhalb der hier zu lösenden Aufgabe. Es kann nur ein kurzer Überblick über die Hauptgruppen Platz finden, in welchem die Bedeutung derselben für die Pathologie, sowie die charakteristischen Merkmale kurz erwähnt werden.

I. **Phycomycetes**, Algenpilze. Mikroskopische Pilze mit einzelligem Mycel.

A. **Chytridineen.** Vegetationskörper meist kaum als Mycel entwickelt, mitunter aus nacktem Protoplasma bestehend. Vermehrung durch Schwärmsporen (Zoosporen), die in Zoosporangien gebildet werden, und durch Dauersporen, die in einigen Fällen durch Befruchtung entstehen. Die meisten sind Parasiten in oder an Algen oder Wasserpilzen. Die Synchytriaceen erzeugen Gallen an den Blättern höherer Pflanzen (84).

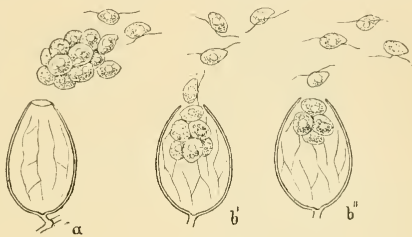


Fig. 19.
Sporangien von *Phytophthora Syringae*, Schwärmsporen entleerend.
(Aus Klebahn, Krankh. d. Flieders.)

B. **Oomyceten.** Mycel reich entwickelt, vielfach verzweigt. Die meisten Arten bilden Oosporen, die durch Befruchtung (aus Oogonien und Antheridien) entstehen und in der Regel nach längerer Ruhe keimen. Daneben entstehen, oft an charakteristischen Trägern, Zoosporangien, die Schwärmsporen entleeren (Fig. 19, 20), oder Konidien, die mit Keimschlauch auskeimen.

1. Die Monoblepharideen und Saprolegnieen kommen als Pflanzenschädlinge nicht in Betracht.

2. Peronosporeen. Sämtlich Parasiten und Erreger wichtiger Pflanzenkrankheiten. Mycel interzellular, Haustorien in die Zellen sendend (Fig. 17). Sporangien oder Konidien an charakteristischen Trägern (Fig. 20, 40), welche die Oberhaut der Nährpflanze durchbrechen und die befallenen Teile mit einem zarten Reif bedecken. Oosporen (Fig. 27) im Gewebe gebildet (85).

C. **Zygomycetes.** Mycel reich entwickelt. Durch Verschmelzung zweier Hyphen entstehen Zygosporen. Daneben als wichtigste Fruchtform Sporangien, die Sporen enthalten; seltener Konidien. Meist Saprophyten, einige vielleicht als Schwächeparasiten auftretend. Piptocephalis (auf Mucor) und die Entomophthoreen (auf Fliegen) sind Parasiten (86).



Fig. 20.
Plasmopara viticola.
Konidienträger, aus einer Spaltöffnung hervorwachsend.
(Nach Cornu, Mém. acad. d. sc. 1873.)

II. **Mycomycetes,** höhere Pilze. Mycel durch Querwände geteilt. Befruchtung, soweit nachgewiesen, verborgen, durch Verschmelzung von Hyphenenden zustande kommend.

A. **Basidiomycetes.** Gemeinsames Merkmal die mehr oder weniger entwickelten Basidien, d. h. bestimmt geformte, einzellige oder mehrzellige Hyphen, an denen in der Regel eine bestimmte Zahl von Sporen (Basidiosporen) gebildet wird.

1. Ustilagineen, Brandpilze (Fig. 21, 52). Sämtlich Parasiten, in der Regel bestimmte Teile der Nährpflanze in ein dunkel gefärbtes Sporenpulver verwandelnd. Basidien, falls vorhanden, unvollkommen, aus den keimenden Brandsporen entstehend, eine unbestimmte Zahl von Konidien abgliedernd (87).

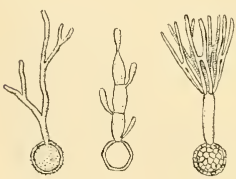


Fig. 21.
Keimende Brandsporen. *a* Ustilago nuda, mit Keimschlauch keimend (die Fruchtknoten infizierend). *b* U. Hordei (= Jensenii), Keimschlauch (Basidie) konidienbildend. *c* Tilletia Tritici, Basidie konidienbildend, Konidien paarweise fusionierend (*b* und *c* die Keimlinge infizierend).

2. Uredineen, Rostpilze. Sämtlich strenge Parasiten, sehr mannigfaltige Pflanzenkrankheiten verursachend (Fig. 45, 46, 47). Ausgezeichnet durch die charakteristischen, das Krankheitsbild wesentlich mit bestimmenden Sporen und Sporenfruchtformen: Spermogonien, Aecidien, Uredosporen, Teleutosporen, Sporidien (Fig. 22, 49). Die letztgenannten als Basidiosporen an dem vierzelligen, aus der Teleuto-

sporenzelle hervorwachsenden Promycel (Basidie) entstehend, je eine an jeder Zelle (88).

3. Auricularieen, Pilacreen, Tremellineen, für die Pathologie ohne Bedeutung.

4. Autobasidiomyceten. Die Basidien sind keulenförmige Hyphen, die am Ende an feinen Fäden meist vier Basidiosporen bilden (Fig. 23).

a) Hymenomyceten. Meist große Fruchtkörper (Fig. 13, 56) bildend, die an der Oberfläche oder an Lamellen, stachelartigen Fortsätzen oder in Röhren das Hymenium, d. h. die palisadenartig zu einer Schicht zusammengestellten Basidien tragen. Hierher die Mehrzahl der größeren Schwämme oder Hutpilze, die meist Saprophyten sind.

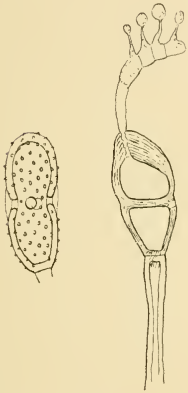


Fig. 22.
Puccinia graminis, Getreideschwarzrost.
a Uredospore.
b keimende Teleutospore.
Keimschlauch (Basidie) mit Basidiosporen (Sporidien).
(Original.)

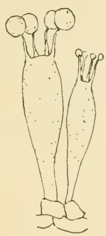


Fig. 23.
Basidie eines Autobasidiomyceten mit Basidiosporen.
(Schematisch.)

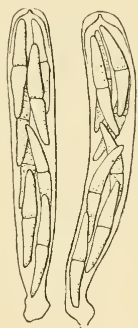


Fig. 24.
Asci von Mycosphaerella Ulmi.
(Aus Klebahn, Jahrb. wiss. Bot. XLI.)

Einige sind wichtig als Erreger von Krankheiten der Holzgewächse, als Wundparasiten und Holzzerstörer (Hallimasch, Polyporeen) (89). Die kleine Untergruppe der Exobasidiaceen umfaßt einige Parasiten auf Blattorganen ohne eigentliche Fruchtkörper (90).

b) Gasteromyceten, Bauchpilze. Ohne größere Bedeutung für die Pathologie.

B. **Ascomycetes**, Schlauchpilze. Ausgezeichnet durch den Besitz der Asci oder Schläuche, keulenförmiger Zellen, in denen in der Regel acht Sporen (Ascosporen) gebildet werden (Fig. 24). Außerdem oft Nebenfruchtformen, in denen an freien oder zu Lagern vereinigten Trägern Konidien gebildet werden (Fig. 37, 38).

1. Exoasceen (Fig. 48). Schläuche kranke Pflanzenteile als sammetartige Schicht überziehend. Sämtlich Parasiten (91).

2. Discomyceten, Scheibenpilze (im weiteren Sinne). Schläuche bei der Reife eine flache, freiliegende Schicht in oder an deutlichen, oft großen Fruchtkörpern bildend. In manchen Fällen außerdem Konidien. Zum kleineren Teil wichtige Erreger von Pflanzenkrankheiten (manche Pezizaceen [Fig. 14, 38], Phacidiaceen, Hysteriineen), die meisten, insbesondere die größeren Arten (Morcheln usw.) ohne pathologische Bedeutung (92).

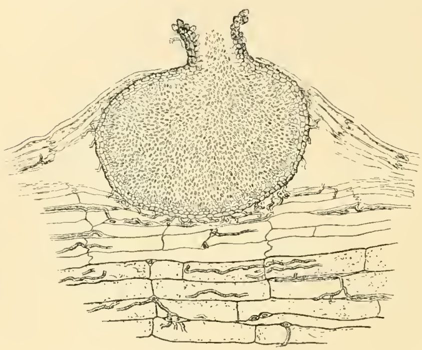


Fig. 25.
Pyknide (Konidienfrucht) von *Phoma apiicola* auf einer Sellerieknolle.
(Nach Klebahn, Z. f. Pflanzenkr. 1910.)

3. Tuberaceen (Trüffeln usw.) meist ohne pathologische Bedeutung.

4. Perisporiaceen. Schläuche in kugeligen, geschlossen bleibenden Gehäusen. Erysiphaceen, Meltaupilze (Fig. 53), sämtlich Parasiten, oberflächlich auf den befallenen grünen Pflanzenteilen lebend, als Nebenfruchtform Konidien bildend, die in Ketten entstehen (93). Aspergillaceen, Saprophyten, mitunter als Bewohner absterbender Pflanzenteile schädlich werdend.

5. Pyrenomyceten, Kernpilze. Schläuche in meist kugeligen oder flaschenförmigen Gehäusen (Perithecien), welche sich mit einer besonderen Mündung öffnen und die Sporen ausschleudern (Fig. 37*e*). Außerdem verschiedenartige Konidienfruktifikationen entsprechend den unten erwähnten Formen der Fungi imperfecti (Fig. 37*a* bis *d*). Teils Saprophyten, teils Parasiten und Erreger

wichtiger Pflanzenkrankheiten. Auf den kranken Pflanzenteilen finden sich meist die Konidienfruktifikationen, die Ascosporenfrüchte entstehen in der Regel erst auf den völlig getöteten oder von der Pflanze getrennten Teilen. Zahlreiche Unterabteilungen (94).

III. Anhangsgruppe: **Fungi imperfecti.** Konidienfruktifikationen und sterile Mycelien, deren zugehörige höhere Fruchtformen (meist wohl Ascomyceten) nicht bekannt sind. Teils Saprophyten, teils Parasiten, letztere als Krankheitserreger sehr wichtig (95). Man unterscheidet

a) Sphaeropsideen. Konidienlager in Gehäusen (Pykniden) eingeschlossen (Fig. 25).

b) Melanconieen. Konidienlager ohne Gehäuse (entsprechend Fig. 37*b*, 38*a*).

c) Hyphomyceten. Konidien an freien Hyphen oder besonders gestalteten Trägern (Fig. 26, 37*a*, 57).

d) Sterile Mycelien. Pilze, von denen man nur Mycel, eventuell Sklerotien, aber keine Sporenbildungen kennt (Fig. 31).

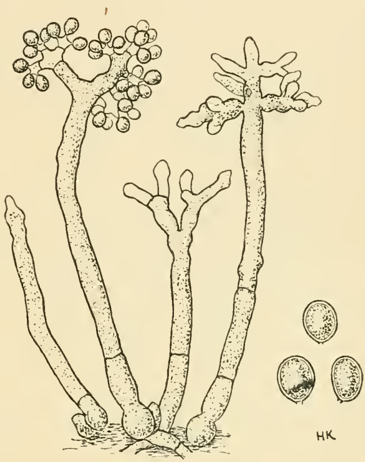


Fig. 26.
Konidienträger von *Botrytis parasitica*. Rechts Konidien.
(Aus Klebahn, Jahrb. Hamburg. wiss. Anst. XXII.)

Das Auftreten der durch Pilze verursachten Pflanzenkrankheiten (96) ist wesentlich abhängig von der **Bildung und Verbreitung der Sporen** und von der durch dieselben bewirkten Infektion.

Die Bildung der Fruchtkörper und der Sporen wird durch klimatische Verhältnisse stark beeinflußt. Feuchte Luft wirkt im allgemeinen fördernd; sie hemmt die Austrocknung der erkrankten Gewebe, an denen oft die Oberhaut oder die leitenden Gewebe ihre Funktionen nicht mehr erfüllen, und sie ermöglicht die Ausbildung der zarten Konidienträger, die bei Trockenheit dem Verdorren ausgesetzt sind. Wenn in besonderen Fällen die Bildung

der einzelnen Sporenformen an bestimmte Jahreszeiten gebunden erscheint, z. B. bei den Rostpilzen, so hängt dies teilweise direkt mit der Witterung zusammen, teilweise vielleicht auch mit dem der Jahreszeit entsprechenden Ernährungszustande der Pflanzenteile (97). Ascosporenfrüchte entstehen in vielen Fällen erst nach der Überwinterung der pilztragenden Gewebe; über die Bedingungen, welche die Entstehung beeinflussen, ist wenig bekannt.

Für die Verbreitung der Sporen ist das wichtigste Beförderungsmittel die Luft. Wenn die Sporen reif sind, lösen sie sich meist ab; in manchen Fällen werden sie mit einer gewissen Gewalt und ziemlich weit aus den Fruchtkörpern herausgeschleudert (Ascomyceten). Die geringsten Luftbewegungen genügen dann, um die winzigen Gebilde, deren Größe in den meisten Fällen unter $^1/_{50}$ mm bleibt, fortzutragen, wie auch experimentell gezeigt worden ist (98). Stärkere Luftströmungen können leichte Gegenstände viele Meilen weit forttragen (99).

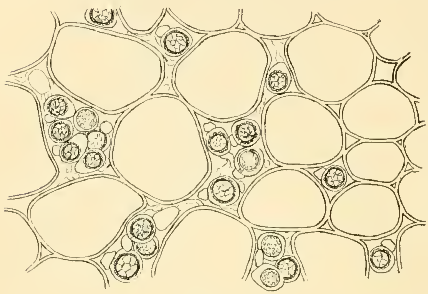


Fig. 27.
Oosporen von *Cystopus candidus*, durch Befruchtung aus Oogonien und Antheridien entstanden, im hypertrophierten Gewebe einer nicht genauer bestimmten Crucifere. (Original.)

Manchmal löst erst das Wasser (Regen, Tau) die z. B. aus Pykniden hervorquellenden Sporen voneinander, und es ist dann für ihre Verbreitung von Bedeutung. Schwärmsporen werden überhaupt erst gebildet, wenn die Sporangien in Wasser gelangen. In besonderen Fällen helfen auch Insekten, Schnecken und andere Tiere, selbst der Mensch, die Sporen verbreiten. In vielen, vielleicht den meisten Fällen, sind die Pilzsporen sogleich nach ihrer Bildung keimfähig. Es können dann von dem kranken Pflanzenteil aus unmittelbar neue Teile oder neue Pflanzen von geeigneter Verfassung infiziert werden. In andern Fällen bedürfen die Sporen nach ihrer Bildung einer Ruhezeit, so die Oosporen der Phycomyceten, die überhaupt erst frei werden, wenn die sie enthaltenden Pflanzenteile verwest sind (Fig. 27), und die Teleutosporen

vieler Rostpilze. Welche Veränderungen während dieser Ruhezeit, die in unseren Breiten meist mit der Überwinterung zusammenfällt, in den Sporen vor sich gehen, ist nicht bekannt. Nach Versuchen, die ich neuerdings begonnen habe, scheint bei den Teleutosporen der Rostpilze nicht die winterliche Kälte, sondern der Wechsel von Feuchtigkeit und Trockenheit der auslösende Faktor zu sein.

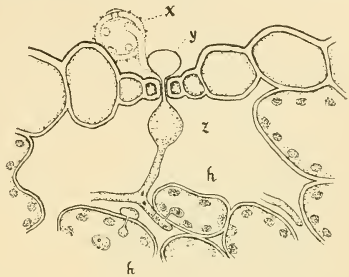


Fig. 28.
Keimschlauch der Uredospore von *Puccinia triticina*, durch die Spaltöffnung eindringend, x Spore mit Keimschlauch (nach andern Zeichnungen hinzugefügt), y Appressorium, z eindringende Hyphe mit Anschwellung in der Atemhöhle; h Haustorien.
(Nach Evans, Ann. of Bot. XXI.)

Die **Infektion** kommt zustande, wenn die Sporen auf eine Nährpflanze fallen, die sich in der geeigneten Verfassung befindet, und wenn dann diejenigen klimatischen Faktoren wirksam werden, die das Keimen der Sporen ermöglichen. Die Spore entwickelt einen Keimschlauch, und dieser dringt, wenn ein echter Parasit vorliegt, in die gesunden Gewebe der Pflanze ein. Mitunter wird zuvor eine Verbreiterung gebildet, die sich der Oberfläche der Pflanze fest anlegt und als Appressorium (100) bezeichnet wird (Fig. 28).

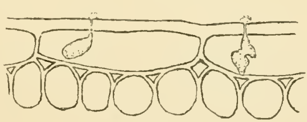


Fig. 29.
Keimschlauch einer Rostpilzsporidie (*Puccinia Smilacearum-Digraphidis*), in die Epidermiszelle der Nährpflanze eindringend.
(Original.)

Die Art und Weise und der Ort der Infektion sind bei den einzelnen Pilzen sehr verschieden. In einigen Fällen dringen die Keimschläuche durch die Spaltöffnungen ein (Fig. 28). Dann sind in der Regel die Unterseiten der Blätter sowie andere Organe, soweit sie Spaltöffnungen haben, z. B. junge Stengel oder Zweige, Früchte usw., der Infektion zugänglich. In andern Fällen durchbohren die Keimschläuche die Außenmembranen der Epidermiszellen und gelangen in das Lumen der Zellen (Fig. 29),

oder sie bahnen sich ihren Weg unter der Kutikula und in der Mittellamelle zwischen den Epidermiszellen (Fig. 30). Membranlösende Enzyme dürften dabei eine Rolle spielen. In diesem Falle kann die Infektion an jeder beliebigen Stelle zustande kommen, wo genügend junge Gewebe vorhanden sind. Manche Pilze dringen vorzugsweise oder ganz ausschließlich an ganz bestimmten Stellen oder nur in ganz bestimmten Entwickelungsstadien der Nährpflanzen in diese ein. Solche sind z. B. die Narben der Blüten (Fig. 42) für die Konidien der *Sclerotinia*- und *Monilia*-Arten (101), die Fruchtknoten des Getreides für den Mutterkornpilz (102) und gewisse Brandpilze (103), die eben aus den Samen kommenden Keimlinge des Getreides für andere Brandpilze, die Keimlinge von

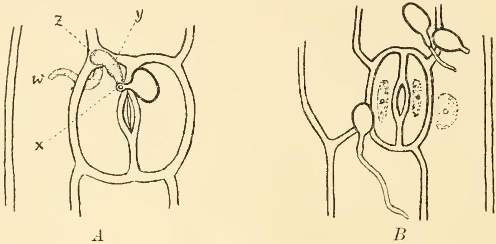


Fig. 30.

Konidien von *Botrytis parasitica*. *A* auf passendem Substrat (Tulpe) keimend. Der Keimschlauch durchbohrt die Kutikula (*x*), verläuft unter derselben (*y*) und dringt in der Membran zwischen den Zellen in die Tiefe (*z*), wo er sich weiter ausbreitet (*w*). *B* auf unpassendem Substrat (Hyazinthe) keimend. Die Keimschläuche durchbohren die Kutikula nicht.
(Nach Klebahn, Z. f. Pflanzenkr. 1904.)

Capsella für *Cystopus candidus* (104), die jungen Zapfenschuppen der Fichte für *Aecidium strobilinum* (105), die unterirdischen Knospen an den Rhizomen von *Euphorbia* und *Anemone* für eine Anzahl auf diesen Pflanzen lebender Rostpilze (106). In einigen dieser Fälle wird der Erfolg der Infektion später an einer ganz andern Stelle der Pflanze sichtbar; der Keimling oder bereits der Same, aus dem dieser hervorgeht, wird durch Brandpilze infiziert, und erst an den Blüten der herangewachsenen Pflanze werden die Wirkungen des Pilzes sichtbar.

Unverletzte Korkschichten scheinen im allgemeinen für parasitische Pilze undurchdringlich zu sein und die damit bedeckten Pflanzenteile gegen Infektion zu schützen.

Manche krankheiterregenden Pilze, namentlich diejenigen, die nicht strenge Parasiten sind, vermögen nicht direkt in die lebende Pflanze einzudringen. Für sie ist es erforderlich, daß Wunden oder abgestorbene Teile vorhanden sind, die ihnen den Weg bahnen oder in denen sie sich zunächst saprophytisch ernähren können, um dann gegen die gesunden Teile vorzugehen. Manche Pilze befallen überhaupt bloß in ihrer Lebensenergie geschwächte Pflanzen. Auf diese Erscheinungen wird weiter unten zurückzukommen sein.

Mitunter findet die Infektion nicht durch Sporen statt, sondern durch wucherndes Mycel. Es handelt sich dabei wesentlich um Pilze, die ihren Sitz im Boden haben. So können gewisse Krankheiten der Waldbäume (107) durch das Mycel von Wurzel zu Wurzel übertragen werden (*Armillaria mellea* [Fig. 56], *Fomes annosus*). Insbesondere scheinen einzelne sklerotienbildende Pilze auf die Weise zu infizieren, daß von den Sklerotien aus sich Mycel im Boden verbreitet, das dann die ihm in den Weg kommenden empfänglichen Pflanzen befällt. Diese Ansicht stützt sich auf Beobachtungen an den Sklerotienpilzen der Hyazinthen und der Tulpen, *Sclerotinia bulborum* und *Sclerotium Tuliparum* (108). Der letztgenannte scheint überhaupt keine Sporen zu bilden (Fig. 31).

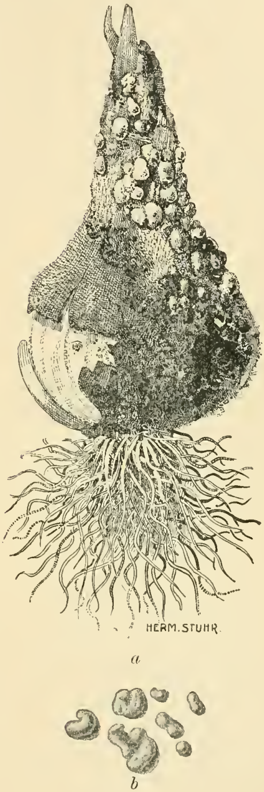


Fig. 31.
a Sklerotien auf einer von Sclerotium Tuliparum befallenen Tulpenzwiebel, *b* freie Sklerotien.
(Aus Klebahn, Jahrb. Hamburg. wiss. Anst. XXII und Z. f. Pflanzenkr. 1904.)

Das alljährliche **Wiederauftreten** der Pilzkrankheiten ist in der Regel an Neuinfektionen gebunden. Diese werden dadurch

ermöglicht, daß die Sporen direkt oder in ihren Fruchtkörpern eingeschlossen (Fig. 25) die ungünstige Jahreszeit, bei uns den Winter, ohne Schaden überstehen, oder dadurch, daß besondere, für die Überwinterung bestimmte Sporen (Fig. 22*b*) gebildet werden, oder daß das Mycel in den abgefallenen toten Pflanzenteilen lebendig bleibt und im Frühjahr neue Sporen bildet usw. Mitunter übernehmen Sklerotien die Überwinterung.

In andern Fällen erhält sich die Krankheit in oder an der Pflanze selbst; es kann Mycel in Pilzflecken an Blättern oder Zweigen oder auch in den unterirdischen Organen über-

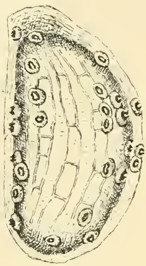


Fig. 32.
Selleriesame (Frucht), besetzt mit Fruchtkörpern (Pykniden) von *Septoria Apii.*
(Nach Klebahn, Z. f. Pflanzenkrankh. 1910.)

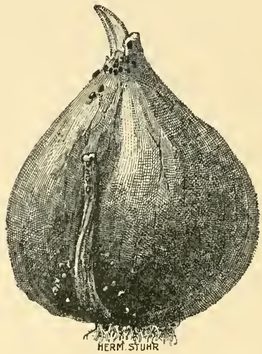


Fig. 33.
Gesunde Tulpenzwiebel, aus Holland bezogen, an der Spitze und am Rest des vorjährigen Stengels mit Sklerotien der *Botrytis parasitica* behaftet.
(Aus Klebahn, Jahrb. Hamburg. wiss. Anst. XXII.)

wintern. Im letzteren Falle dringt es von dort in die sich entwickelnden Knospen ein und läßt die daraus hervorgehenden Triebe infiziert zum Vorschein kommen (Rostpilze auf *Euphorbia*, *Anemone* u. a.). Auf den Pilzflecken an Blättern und Zweigen können Sporenlager während des Winters vorhanden sein oder im Frühjahr neugebildet werden (109).

Auch Früchte und Samen können Überträger der Krankheit sein, wenn sich Sporenlager an ihnen befinden oder Sporen äußerlich anhaften (Fig. 32). In einigen Fällen (Flugbrandarten)

ist im Innern der Samen Pilzmycel vorhanden. Ebenso können Zwiebeln oder Knollen die Träger von Pilzsporen, Mycel oder Sklerotien sein (Fig. 33). Diese Verhältnisse erklären viele Fälle der Verbreitung der Krankheiten durch den Handel (110).

An dieser Stelle wäre auch die Mykoplasmatheorie Erikssons zu erwähnen, der sich über die Entstehung der Rostkrankheiten folgende Vorstellung macht. In den Zellen der Nährpflanze, eventuell schon des Samens ist eine innige Mischung von Pilzplasma mit Wirtsplasma vorhanden. Unter bestimmten Bedingungen schälen sich aus der Mischung die „Endohaustorien" heraus, und von diesen aus dringen Fäden durch die Zellwand nach außen, dort Pilzhyphen bildend. Die gewöhnliche Entwickelung der Haustorien erscheint hier also gerade in umgekehrter Folge. Bei den übrigen Mykologen hat diese Theorie keinen Beifall gefunden; aber Eriksson hat sie neuerdings wieder durch Untersuchungen über den Malvenrost zu stützen gesucht (111).

Die **Wirkungen**, welche die eindringenden schmarotzenden Pilze auf die Nährpflanze ausüben, sind sehr mannigfaltiger Art. Sie stehen in einem engen Abhängigkeitsverhältnis zu den gegenseitigen Beziehungen zwischen Schmarotzer und Nährpflanze, und es lassen sich danach verschiedene Grade des Parasitismus unterscheiden.

Nur in wenigen Fällen macht sich die Wirkung unmittelbar gleichzeitig mit dem Eindringen des Parasiten bemerkbar. Die Schwärmsporen der *Phytophthora infestans* bewirken nach de Bary am Kartoffellaub, bereits während ihre Keimschläuche sich einbohren, eine Bräunung der Epidermis-Zellmembranen. Die in feuchter Luft auf Blättern der Tulpe keimenden Konidien der *Botrytis parasitica* bringen schon nach 24 Stunden graue Blattflecken hervor (112). In diesen Fällen müssen also schon die ersten Stadien der Keimschläuche in reichlicher Menge einen Giftstoff, vielleicht ein Enzym absondern, reichlich genug, um merkliche Wirkungen hervorzubringen, unter Umständen sogar die Zellen zu töten, wie sie sicher einen Stoff abscheiden müssen, der die Kutikula und die Membran, in der sie sich ihren Weg bahnen, zur Lösung bringt. Daß schon von dem Keimschlauch einer einzigen Spore eine derartig abtötende Wirkung ausgehen kann, zeigte mir auch ein *Gloeosporium*-artiger Pilz auf *Darlingtonia californica*, dessen keimende Sporen ich einzeln auf kleinen Gruppen

gebräunter Epidermiszellen, die durch ihre Keimung und ihr Eindringen, allerdings erst nach etwas längerer Zeit, getötet waren, nachweisen konnte.

In der Regel folgt dem Eindringen der Keimschläuche eine längere Inkubationsperiode, während welcher der eingedrungene Pilzfaden sich auf Kosten der befallenen Gewebe kräftigt und sich ausbreitet, ohne daß äußerlich wahrnehmbare Erscheinungen auftreten. Nur die mikroskopische Untersuchung vermag an Schnitten durch das Gewebe den Eindringling nachzuweisen. Es muß übrigens bemerkt werden, daß nur in verhältnismäßig wenigen Fällen genaue Untersuchungen über das erste Verhalten der eingedrungenen Keimschläuche und ihre Wirkung auf die Zellen vorliegen (113). Erst nach 8—14 Tagen, z. B. bei einigen Rostpilzen, in andern Fällen erheblich später, machen sich die Folgen der Infektion dem bloßen oder mit der Lupe bewaffneten Auge bemerkbar.



Fig. 34.
Blattflecken auf einem Erdbeerblatt, verursacht durch *Ramularia Tulasnei.*
(Nach Tulasne, Selecta fungorum carpologia.)

Es muß eine erste Gruppe von Fällen unterschieden werden, in denen dann an den Infektionsstellen mißfarbige, d. h. graue, braune oder schwarze, selten lebhaft gefärbte, welkende Flecken auftreten. Allmählich werden die Flecken größer, manchmal verblassen sie, meist sind sie scharf begrenzt, oft von einem dunkel gefärbten, selten von einem roten Saume umgeben, und fast stets erscheinen sie gegenüber dem unversehrten Gewebe eingeschrumpft (Fig. 34). In manchen Fällen, es handelt sich um Pilze mit beschränktem Wachstum, bleiben die Flecken klein (viele *Septoria-* und *Phyllosticta*-Arten); in andern Fällen, bei Pilzen, deren Hyphen stark in die Länge wachsen, können sich die Flecken mehr oder weniger rasch über größere Teile der Nährpflanzen ausbreiten (Arten von *Phytophthora*, *Botrytis* u. a., Fig. 35, 39). Im allgemeinen ist dabei feuchte Witterung förderlich, da die angegriffenen Stellen dem Austrocknen ausgesetzt sind.

In der Regel treten dann auf den Flecken nach einiger Zeit Fruktifikationen des Pilzes auf. Durch die Spaltöffnungen oder direkt durch die Epidermis wachsen Konidienträger (Fig. 20, 26) hervor, oder es bilden sich Dauersporen im Gewebe (Fig. 27) oder Fruchtkörper (Konidienlager, Pykniden (Fig. 25, 37*b*, 38*a*), seltener Perithecien) mehr oder weniger dem Gewebe eingesenkt. Auf die Ausbildung dieser Fruktifikationen, namentlich der Konidienträger, ist wiederum die Luftfeuchtigkeit von entscheidendem Einflusse.



Fig. 35.
In ihrer Ausbreitung den Blattrippen folgende Blattflecken auf einem Platanenblatt, verursacht durch die Konidienform der *Gnomonia veneta (Gloeosporium nervisequum)*. (Original.)

Alle diese Fruchtformen bringen Sporen hervor, die entweder den Pilz alsbald verbreiten und neue Krankheitsherde hervorrufen oder ihn für spätere Perioden erhalten. Wenn die befallenen Organe absterben oder abfallen, dauert oft die Sporenbildung auf ihnen fort, oder sie beginnt wieder in der nächsten Vegetationsperiode. Perithecien von Ascomyceten entstehen in der Regel erst auf den abgestorbenen Überresten (Fig. 37*e*, 38*b*).

Die für die angezogenen Beispiele charakteristischen Symptome lassen erkennen, daß in diesen Fällen der Pilz die Zellen, zwischen

denen er wuchert, oder in die er eingedrungen ist, rasch abtötet. Nur in den ersten Stadien seiner Ausbreitung findet man sie noch ziemlich unverändert. Bald werden sie plasmolysiert, und dann schrumpft ihr Inhalt zu toten, braunen Massen zusammen. Mitunter gelingt es, das Vordringen der Hyphen aus dem toten Gewebe in das gesunde hinein nachzuweisen (Fig. 36). Im einzelnen fehlt es allerdings gerade bei den inbetracht kommenden Fragen noch sehr an Untersuchungen. Es ist sicher, daß der Pilz in den vorliegenden Fällen als Parasit seine Entwickelung beginnt. Aus eigener Kraft dringt er in die Gewebe gesunder Pflanzen ein, durch keine andere Hilfe unterstützt, wie durch zahlreiche Infektionsversuche gezeigt ist, als durch die Feuchtigkeit der Luft, die das Keimen der Sporen ermöglicht. Vielfach scheint er sich auch in seinen ersten Stadien nach der Weise echter Parasiten zu ernähren, wenigstens so lange, bis eine abtötende Wirkung auf die Gewebe sichtbar wird. Dann ändern sich die Verhältnisse. Von nun an lebt das ältere Mycel in dem abgestorbenen Gewebe, und die Fruktifikationen treten gleichfalls meist an Geweben auf, die bereits abgestorben sind. Die Ernährung geht also früher oder später zur saprophytischen über; in den letzten Stadien der Entwickelung, namentlich wenn die abschließenden höheren Sporenformen (Ascosporen) entstehen, ist sie wohl stets die saprophytische. Mit diesem Verhalten steht die Tatsache offenbar in engem Zusammenhange, daß sich die Pilze dieser Art fast alle auf künstlichem Nährboden kultivieren und mehr oder weniger leicht zum Durchlaufen ihres ganzen Entwickelungsganges oder wenigstens eines Teils desselben bringen lassen.



Fig. 36.
Mycel von *Phoma apiicola* im Gewebe einer Sellerieknolle. Oben sind die Zellen getötet, ihr Inhalt zusammengeschrumpft. Unten dringt der Pilz in das noch lebende Gewebe ein. Die Verbindung zwischen den Hyphen im oberen und unteren Teil ist durch den Schnitt entfernt.
(Nach Klebahn, Z. f. Pflanzenkr. 1910.)

Es drängt sich hier die Unterscheidung auf zwischen parasitischem Angriff und parasitischer Ernährung. Der Angriff der Pilze und ebenso die erste Ernährung erfolgen in vielen Fällen parasitisch, d. h. so, daß die Pilzkeimschläuche sich in die lebenden Gewebe einbohren und sich daraus ernähren, ohne sie zu töten; später geht der Pilz zur saprophytischen Lebensweise über. Nun kann aber die erste parasitische Periode länger oder kürzer sein, und der Fall wäre denkbar, daß sie sich auf das erste Eindringen des

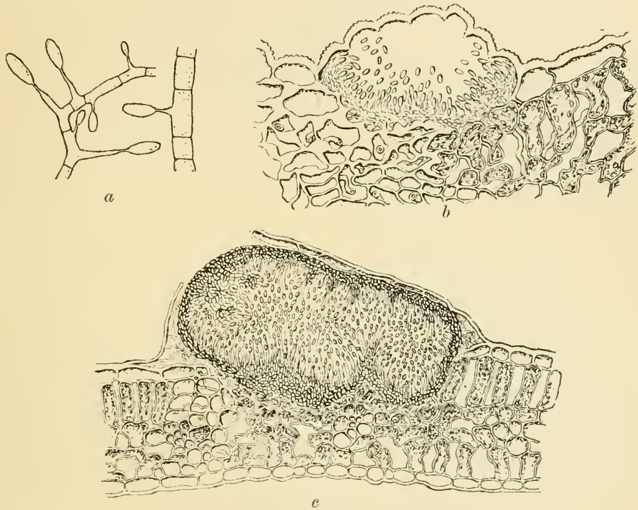


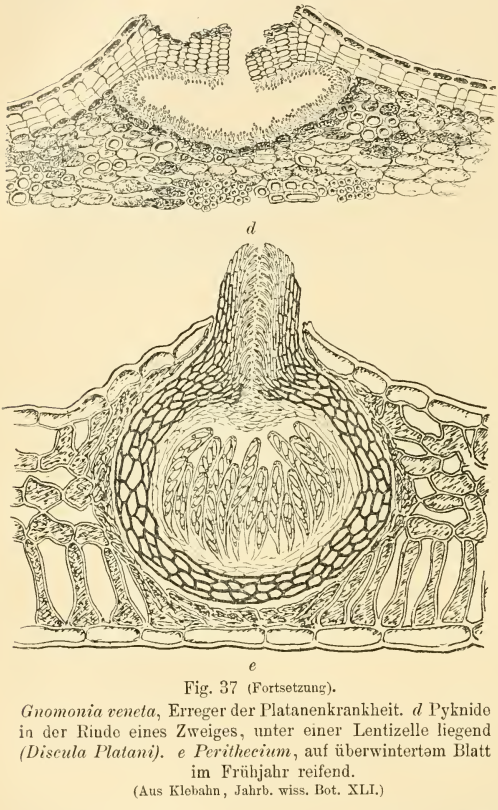
Fig. 37.

Gnomonia veneta, Erreger der Platanenkrankheit. *a* Konidien an freien Hyphen, aus einer Reinkultur. *b* Konidienlager, Sommerform, auf einem lebenden Blatte *(Gloeosporium nervisequum)*. *c* Konidienfrucht (Pyknide), Winterform auf einem abgefallenen Blatte *(Sporonema Platani)*. (Fortsetzung S. 70.)

Keimschlauches beschränkte, oder daß sie ganz fortfiele und der Keimschlauch nach Art eines Saprophyten in die Gewebe eindränge, die er durch einen von ihm abgeschiedenen Giftstoff zuvor getötet hat. Dem letzten Fall dürfte das oben erwähnte Beispiel der *Botrytis parasitica* mehr oder weniger entsprechen. Es würde in solchen Fällen die gesamte Entwickelung saprophytisch verlaufen und der Parasitismus nur darin bestehen, daß das Proto-

plasma des Pilzes durch abgeschiedene wirksame Stoffe imstande ist, das Plasma des Wirts zu überwältigen und zu töten.

Beispiele für das Gesagte, die sich aber vorläufig nicht nach den angedeuteten Unterscheidungen abstufen lassen, liefern zahlreiche Blattfleckenkrankheiten, zunächst solche, die durch Ascomyceten oder durch Fungi imperfecti, die als Konidienzustände von Ascomyceten anzusehen sind, hervorgerufen werden. Unter den Fungi imperfecti sind zahlreiche Hyphomyceten zu nennen, wie die Gattungen *Botrytis, Cercospora, Ovularia, Ramularia* (Fig. 34), *Helminthosporium* u. a. (114), die auf den Blattflecken Konidienträger hervorbringen, sodann Melanconiaceen und Sphaerioideen mit teils freien, teils in Gehäusen (Pykniden) eingeschlossenen Konidienlagern, wie *Gloeosporium, Phleospora, Septoria, Phyllosticta, Phoma* (Fig. 25) usw. Eine Reihe von Ascomyceten mit vollständig bekannt gewordenem Entwickelungsgange schließt sich hier an. Diese bilden, wie schon angedeutet, auf den Blattflecken nur die


d

e

Fig. 37 (Fortsetzung).
Gnomonia veneta, Erreger der Platanenkrankheit. *d* Pyknide in der Rinde eines Zweiges, unter einer Lentizelle liegend *(Discula Platani)*. *e Perithecium*, auf überwintertem Blatt im Frühjahr reifend.
(Aus Klebahn, Jahrb. wiss. Bot. XLI.)

Konidienfrüchte, die Ascosporenfrüchte dagegen erst später auf dem abgefallenen Laube. Hier wären zu nennen Arten der Pyrenomycetengattungen *Venturia* mit *Fusicladium*-Konidienträgern, *Gnomonia* mit *Gloeosporium*-artigen und anderen Konidienfrüchten (Fig. 37), *Mycosphaerella* mit *Septoria*- oder *Phleospora*-Früchten, der Discomycet *Pseudopeziza Ribis* (Fig. 38) mit einer *Gloeosporium*-Konidienfrucht und ähnliche (115).

Bei genauer Untersuchung dürften sich auch unter den hierher gerechneten Pilzen einzelne finden lassen, die ihre ersten Fruchtkörper noch im parasitischen Stadium bilden. Ich möchte auf *Gnomoniella tubiformis* aufmerksam machen, die ihre Konidienlager *(Leptothyrium alneum)* auf noch kaum veränderten *Alnus*-Blättern bildet. Es ist auch bemerkenswert, daß die Kultur dieses Pilzes auf künstlichem Nährboden nicht gelang (116).



Fig. 38.
Pseudopeziza Ribis, Erreger einer Blattfleckenkrankheit der Johannisbeeren. *a* Konidienlager. *b* Apothecien.
(Nach Klebahn, Z. f. Pflanzenkr. 1906.)

Wenn die im vorhergehenden erwähnten Pilze sich darauf beschränken, Blattflecken hervorzubringen, ist der Schaden, den sie anrichten, im allgemeinen nur dann ein größerer, wenn durch starke Infektion und durch weitere Ansteckung von den auf den

Blattflecken entstandenen Konidien aus die Zahl der Flecken eine sehr große wird, so daß große Teile der Blätter oder die ganze Fläche zahlreicher Blätter für die Ernährung der Pflanze unbrauchbar gemacht werden. Freilich tritt dieser Fall oft genug ein, und es mag hier als Beispiel erwähnt sein, daß durch Arten von *Gloeosporium*, *Septoria* u. a. oft das ganze Laub der befallenen Pflanzen zugrunde gerichtet wird. An Kiefern kann durch *Lophodermium Pinastri* ein Abwerfen der Nadeln (Schütte) zustande kommen, das ganz ähnliche Symptome zeigt, wie die durch klimatische oder Bodeneinflüsse verursachten Schüttekrankheiten (117).

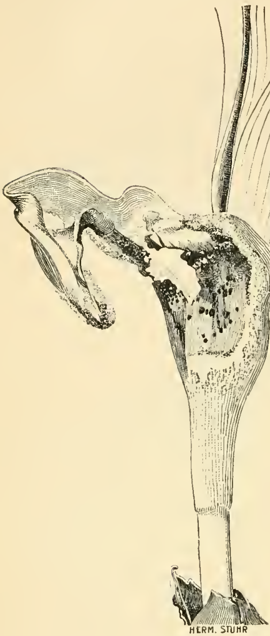


Fig. 39.
Blatt einer Tulpe, von *Botrytis parasitica* befallen und teilweise zerstört. Am Rande der kranken Stelle Konidienträger, auf der kranken Fläche Sklerotien.
(Aus Klebahn, Jahrb. Hamburg. wissensch. Anstalten XXII.)

Unmittelbar gefährlicher sind diejenigen Pilze, deren Mycel sich nicht darauf beschränkt, zerstreute Blattflecken hervorzurufen, sondern weiter wächst und womöglich auch in die Achsenorgane eindringt. Das Mycel des *Gloeosporium nervisequum*, der Konidienform der *Gnomonia veneta*, breitet sich, den Adern folgend, weit in den Blättern der Platane aus und erzeugt große Blattflecken (Fig. 35); es wächst aber auch mit den Gefäßbündeln (Fig. 17) in die Zweige ein, tötet dieselben auf weite Strecken und bringt, wenn es in die Nähe einer Knospe gelangt, auch die jungen Frühjahrstriebe zum Absterben (118). Ein anderes Beispiel ist die mehrfach erwähnte *Botrytis parasitica*, ein gefährlicher Schädling der Tulpen. Bei genügender Luftfeuchtigkeit durchwuchert das Mycel nach und nach die ganze Pflanze mit Einschluß der Zwiebel und richtet sie zugrunde (Fig. 39).

Als eine zweite Gruppe von Pilzen, die in erster Linie die Blätter befallen und rasch abtöten, müssen die in die Abteilung der Phycomyceten gehörenden *Phytophthora*-Arten genannt werden. Bei ihnen wirken die durch feuchtes Wetter beschleunigte rasche Vermehrung durch die Schwärmsporen und die Ausbreitung des fortwachsenden Mycels zusammen. Bekannt ist *Phytophthora Fagi* (119) auf Buchenkeimlingen, berüchtigt *Ph. infestans* (Fig. 40), der Erreger der Krautfäule und einer Knollenfäule der Kartoffeln (120). Daß nahe verwandte Pilze auch ziemlich abweichende Krankheitssymptome hervorbringen können, zeigt die vom Verfasser beschriebene *Phytophthora Syringae*, welche die geschlossenen Winterknospen des Flieders als Parasit befällt (Fig. 41) und, falls sie auf diesem Wege oder durch Wunden in die Rinde eingedrungen ist, die letztere oft auf weite Strecken tötet, aber nicht auf den Blättern gefunden wird und ihre Schwärmsporangien (Fig. 19) anscheinend nur dann bildet, wenn Mycel oder befallene Pflanzenteile in Wasser gelangen (121).

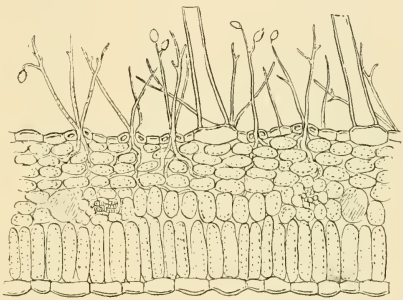


Fig. 40.
Querschnitt durch ein von *Phytophthora infestans* befallenes Kartoffelblatt. Durch die Spaltöffnungen der Unterseite treten Konidienträger hervor.
(Original.)

Wir können diese *Phytophthora* zugleich als Beispiel für einen Pilz betrachten, dem es, wenigstens mitunter, gelingt, auf parasitischem Wege über krautige Teile in die durch Kork geschützte Rinde holziger Zweige zu gelangen (Fig. 41). Ein anderes noch schöneres Beispiel liefert *Monilia cinerea*, die eine schädliche Krankheit der Kirschen, besonders der Schattenmorellen, hervorbringt (122). Die Sporen infizieren die Narben der Blüten; das Mycel wandert dann durch Fruchtknoten und Blütenstiele in die Zweige und tötet ausgedehnte Teile derselben ab (Fig. 42). Die Fruchtkörper entstehen an dem saprophytisch weiter lebenden Mycel. Man vergleiche auch das oben über *Gloeosporium nervisequum* Gesagte. Meist vermögen die die Zweige der Holzgewächse

befallenden Pilze nur durch Wunden einzudringen; sie sind daher in einem andern Zusammenhang näher zu besprechen.

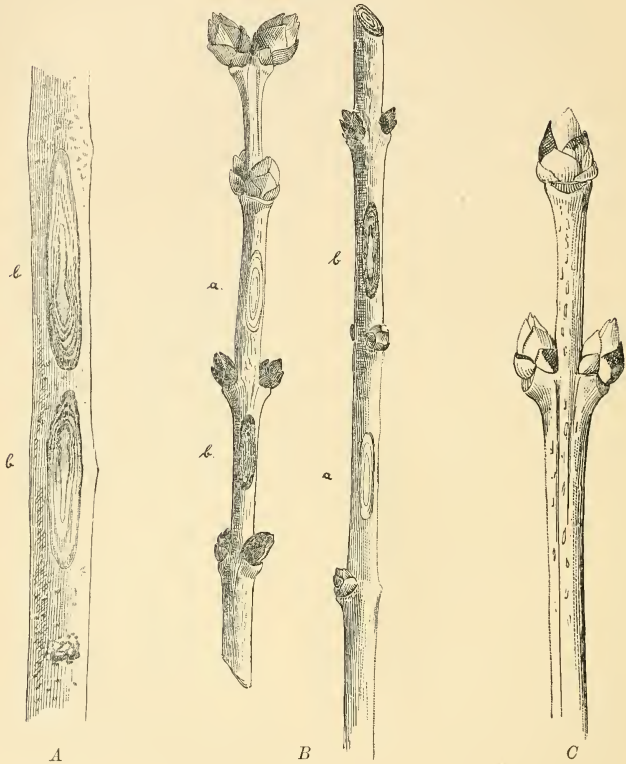


Fig. 41.

Fliederzweige, von *Phytophthora Syringae* befallen. *A* Älterer Zweig. Der eng lokalisierte Krankheitsherd (*bb*) an der dunkeln Farbe der angeschnittenen Rinde kenntlich. *B* Junger Zweig mit Knospeninfektion, in zwei Teile zerlegt, an vier Stellen angeschnitten, um die gebräunte Rinde (*b*), in deren Bereich auch die Knospen vertrocknet sind, und die grüne Rinde (*a*) zu zeigen. *C* Zweigspitze mit künstlicher Knospeninfektion. Bisher nur einzelne Knospenschuppen ergriffen, kenntlich an der dunkeln Färbung.

(Aus Klebahn, Krankh. d. Flieders.)

Daß manche der hierher zu ziehenden Pilze auch direkt oder auf dem Umwege über die Blätter in die Stengel, Wurzeln oder Knollen einzudringen und verschiedenartige Erscheinungen, wie Stengelfäule, Wurzelbrand, Knollenschorf (Fig. 43) usw. hervorzubringen vermögen, sei nur noch angedeutet (123). Auch das durch *Pythium*-Arten verursachte Umfallen der Keimlinge gehört hierher (124).

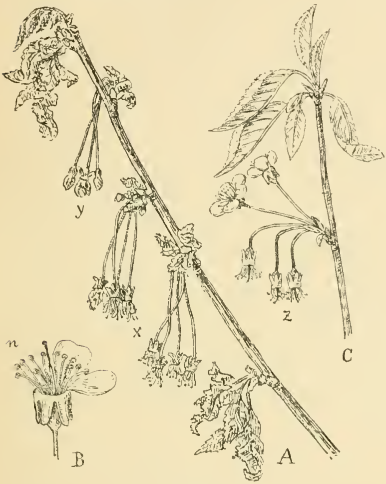


Fig. 42.
Monilia-Krankeit der Kirschen. *A* Befallener Zweig, Endzustand. Der Pilz hat die Blüten bei x infiziert; das in den Zweig eingedrungene Mycel hat die noch geschlossenen Knospen y und die Blätter zum Absterben gebracht. *B* Künstlich auf der Narbe infizierte Blüte; der Pilz hat die Hälfte des Griffels (n) abgetötet. *C* Zweig mit infizierten Blüten z; der Pilz ist in den Blattstiel eingedrungen. (Original.)



Fig. 43.
Sellerieknolle, durch künstliche Infektion mit *Phoma apiicola* schorfkrank geworden.
(Nach Klebahn, Z. f. Pflanzenkrankh. 1910.)

Den bisher besprochenen Pilzen, die mehr oder weniger früh die Gewebe ihrer Wirte töten, stehen diejenigen gegenüber, welche die Gewebe durchwuchern und sich daraus ernähren, ohne sie abzutöten. Diese Pilze sind nicht nur nach ihrem Angriff gegen die Wirtspflanzen, sondern auch nach ihrer Ernährung als echte Parasiten zu bezeichnen.

Schon die ersten Anzeichen der eingetretenen Infektion sind abweichend. Mißfarbige, abgestorbene Flecken treten nicht auf. Vielmehr bleiben die Gewebe am Leben, und wenn sie die Farbe ändern, so handelt es sich entweder um ein gewisses Verblassen, Vergilben oder Durchsichtigerwerden oder um ein Auftreten neuer Farbstoffe, die, wie in gewissen Fällen Anthocyan, in den Wirtszellen oder den benachbarten Zellen gebildet werden oder auch, wie z. B. die gelben Bestandteile in den Zellen der Rostpilze, dem Pilze angehören. Mitunter bemerkt man zeitig die jungen Anlagen der Fruchtkörper der Pilze, die in dem lebenden Gewebe entstehen und aus demselben hervorbrechen (Fig. 49).

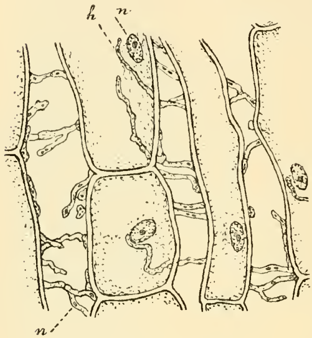


Fig. 44.
Mycel von *Thecopsora areolata* in der Rinde von *Picea excelsa*, in die Zellen Haustorien (*h*) sendend, die Zellen kaum verändert. *n* Zellkerne.
(Nach Klebahn, Jahrb. f. wiss. Bot. XXXV.)

In den einfacheren Fällen zeigen sich auch im späteren Verlauf der Krankheit keine andern morphologischen oder anatomischen Veränderungen der ergriffenen Gewebe (Fig. 44). Der Krankheitsprozeß besteht in der Auszehrung, welche das die Gewebe durchwuchernde und in die Zellen eindringende oder Haustorien hineinsendende Mycel hervorruft. Äußerlich macht sich derselbe nur durch die schon erwähnte Farbenänderung der Gewebe, sowie in der Regel durch das Hervortreten der Fruktifikationen der Pilze bemerkbar. Mikroskopische Untersuchung zeigt gelbliche Verfärbung der Chlorophyllkörner, Auflösung der Stärke und oft gewisse abnorme Erscheinungen an den Zellkernen, mit denen die Haustorien in vielen Fällen in nähere Verbindung treten (Fig. 44, vgl. auch Fig. 50). Umgekehrt erleiden auch die Haustorien selbst manchmal gewisse Veränderungen, die durch den Einfluß des Cyptoplasmas oder der Zellkerne des Wirts hervorgebracht zu werden scheinen. Als Anzeichen oder Überreste des Kampfes zwischen Wirt und Schmarotzer treten nicht selten unregelmäßige klumpige Massen auf, die man als Exkretkörper bezeichnet hat.

Eingehendere cytologische Untersuchungen über die in diesen Fällen vorhandenen Wechselbeziehungen zwischen Wirt und Schmarotzer liegen nur in geringer Zahl vor (125). Erst wenn der Pilz seine Entwickelung im wesentlichen beendet und seine Fruchtkörper gereift hat, pflegen derartige Pilzflecken abzusterben. Bei sehr starkem Befall kann es allerdings vorkommen, daß die betroffenen Organe, meist Blätter, schon vorzeitig getötet werden, wobei dann aber der Pilz selbst Schaden leidet und seine Fruktifikation nicht vollenden kann.

Gute Beispiele für das Voraufgehende liefern die Rostpilze im Uredostadium; bei der Bildung der Teleutosporen, die den Uredosporen folgen, scheint, wenigstens in einigen Fällen, der geschwächte Zustand der Blätter eine Rolle mitzuspielen (126). Ferner sind die meisten Arten der Gattung *Peronospora* im weiteren Sinne hier zu nennen, z. B. *Plasmopara viticola* (Fig. 20), der falsche Meltau des Weinstocks (127), ebenso diejenigen Exoasceen, die sich auf Blattfleckenbildung beschränken. Es ist bemerkenswert, daß es bisher nicht gelungen zu sein scheint, die genannten Pilze (und ebenso die der folgenden Gruppe) in Reinkultur zu ziehen; allerdings ist auch wohl noch nicht in genügend vielen Fällen der Versuch dazu gemacht oder nicht mit einer genügenden Mannigfaltigkeit von Nährböden gearbeitet worden.

Eine noch höhere Stufe der Wechselwirkung zwischen Pilz und Nährpflanze liegt vor, wenn der Pilz das befallene Gewebe nicht nur nicht tötet, sondern sogar eine kräftigere Ernährung desselben veranlaßt, die dann eine abnorme Vergrößerung (Hypertrophie) der befallenen Teile oder eine morphologische Umgestaltung derselben nach sich zieht. Es kommt ein inniges Zusammenleben des Pilzes mit dem Pflanzengewebe zustande, eine Symbiose, die aber insofern eine einseitige ist, als das Pflanzengewebe ganz in den Dienst des Pilzes gestellt wird und abstirbt, sobald dieser seine Entwickelung abgeschlossen hat. Vorbedingung ist im allgemeinen, daß die Gewebe, in die der Pilz eindringt, sich im jugendlichen, noch wachstumsfähigen Zustande befinden. Die hierher gehörigen Erscheinungen lassen sich den durch Tiere verursachten Gallen vergleichen; man hat sie auch als Pilzgallen (128) bezeichnet. Es bedarf kaum der Erwähnung, daß sie sich nur bei den ausgeprägtesten Parasiten finden.

Als verhältnismäßig einfache Beispiele seien zunächst die Blattflecken genannt, welche die Aecidien der Rostpilze hervorrufen (Fig. 45*a* und 49). Von dem gesunden grünen Gewebe grenzt sich die befallene Stelle durch ihre rote oder rotgelbe Farbe und durch eine mehr oder weniger starke Verdickung auffällig ab. Wenn die Aecidienflecke auf Blattstielen oder jungen Zweigen auftreten, werden diese oft sehr stark verdickt und in eigentümlicher Weise verkrümmt und verunstaltet (Fig. 45*b*). Durch auffällig starke Anschwellungen zeichnen sich auch einige langlebige Aecidienflecken auf Blättern aus, z. B. die von *Gymnosporangium Sabinae* auf den Blättern des Birnbaums. Ähnliche gallenartige Vergrößerungen, Verkrümmungen und andere Verunstaltungen mannigfaltiger Art rufen Vertreter verschiedener anderer Pilzgruppen hervor, teils an Blättern oder jungen Zweigen, teils auch an den Früchten. Zu nennen wären von Phycomyceten die *Synchytrium*-Arten und von Basidiomyceten die *Exobasidium*-Arten, die meist verschiedenartige Blattgallen erzeugen, sowie von Ascomyceten namentlich die Exoasceen (*Taphrina*), welche die Blätter oder die Früchte in auffälliger Weise verunstalten (Kräuselkrankheit des Pfirsichs, „Narren“ oder „Taschen“ der Pflaumen, Kräuselung der Blätter und Vergrößerung der Früchte an Erlen usw.). Auch an Zweigen von Holzpflanzen können mehr oder weniger starke Anschwellungen entstehen, an denen besonders die Rindengewebe beteiligt sind, so durch *Gymnosporangium*-Arten an *Juniperus*, durch *Peridermium*-Aecidien an Kiefern, besonders auffällig durch das amerikanische *Peridermium cerebrum* an *Pinus rigida*.



Fig. 45.
Aecidienlager der *Puccinia coronata* auf *Frangula Alnus*. *a* auf der Unterseite eines Blattes, *b* auf dem jungen Zweige, hier starke Hypertrophien hervorrufend. (Original.)

Der höchste Grad der Symbiose zwischen Schmarotzer und Nährpflanze ist bei denjenigen Pilzen erreicht, deren Mycel ganze Sprosse oder selbst die ganze Pflanze durchwuchert und diese in eigentümlicher Weise verändert.

Dieser Zustand kommt in einigen Fällen durch Infektion der Keimpflanzen (129) zustande (*Capsella Bursa pastoris*, von *Cystopus candidus* infiziert), oder der Pilz dringt in die unterirdischen Knospen (130) ein, aus denen dann die myceldurchzogenen Triebe hervorwachsen (*Adoxa Moschatellina* mit Aecidien von *Puccinia argentata*). Von den unterirdischen Knospen aus kann das Mycel in manchen Fällen auch in das Rhizom hineingelangen, in diesem überwintern und von dort aus in die neu zur Entwickelung kommenden Knospen vordringen, so daß die Pflanze alljährlich pilzdurchwucherte Triebe hervorbringt. Der Vegetationspunkt der Knospen wird dabei von dem Pilze verschont oder wenigstens in seiner Tätigkeit nicht gestört. Dieses Verhalten findet sich bei einer Reihe von Rostpilzen, insbesondere *Puccinia fusca* und *Aecidium leucospermum* auf *Anemone*, *Uromyces* und Aecidien auf *Euphorbia*, *Puccinia suaveolens* auf *Cirsium*, *P. Tragopogonis* auf *Tragopogon* usw. (131). Aus andern Pilzgruppen bildet *Peronospora pulveracea* auf *Helleborus* (132) ein Beispiel. In der Regel sind die von den Pilzen durchwucherten Triebe in ihrem Habitus mehr oder weniger verändert (Fig. 46). Sie sind bleicher in der Farbe, die Stengel gewöhnlich gestreckter, mitunter aber auch angeschwollen, die Blätter oft kürzer, fleischiger, in ihrer Gestalt vereinfacht usw. Die Blütenbildung bleibt in der Regel aus; in einigen Fällen erleidet sie Veränderungen, die den sog. Bildungsabweichungen entsprechen.



Fig. 46. Trieb von *Euphorbia Cyparissias*, durch Aecidium deformiert. (Nach Dietel in Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfam.)

Die auffälligste aus der Wechselwirkung von Pilz und Nährpflanze entspringende Erscheinung sind die Hexenbesen. An der Stelle, wo das Pilzmycel wuchert, kommt eine stark vermehrte Knospenbildung zustande; die Knospen wachsen zu dichtgedrängten, büschelig oder besenartig vereinigten Zweigen aus, die vom Pilzmycel durchzogen sind, außen in der Regel die Fruchtkörper

tragen und oft in ihrer Richtung oder in der Gestalt und Anordnung der Blätter Abweichungen vom Normalen zeigen. Bemerkenswert sind die durch *Melampsorella Caryphyllacearum* erzeugten Hexenbesen (133) der Weißtanne (Fig. 47), die durch *Puccinia Arrhenatheri* hervorgebrachten der Berberitze (134), die Hexenbesen an Hainbuchen, Birken, Erlen, die durch eine Reihe von Exoasceen (135) verursacht werden, usw. Ein besonderes Interesse nehmen die auf Farnblättern (136) entstehenden, gleichfalls durch Exoasceen verursachten hexenbesenartigen Bildungen in Anspruch



Fig. 47.
Hexenbesen der Weißtanne, verursacht durch das Aecidium von *Melampsorella Caryophyllacearum*. Normaler Zweig (links), Anschwellung der Infektionsstelle (rechts) und daraus entspringender Hexenbesen mit abweichender Belaubung.
(Original, nach einem Präparat der Botanischen Staatsinstitute in Hamburg.)

(*Taphrina cornu cervi* auf *Aspidium cristatum*, *T. Laurencia* auf *Pteris quadriaurita*, Fig. 48). Bemerkt sei, daß auch Hexenbesen vorkommen, in denen man kein Pilzmycel findet, und deren Ursache daher nicht bekannt ist.

Mit der äußeren Umgestaltung der pilzdurchwucherten Triebe und Anschwellungen sind auch Veränderungen im anatomischen Bau verbunden, die einem Teile derjenigen Veränderungen ähnlich

sind, welche die Gewebe bei der Bildung der Tiergallen erfahren (137). Die Anschwellungen beruhen wesentlich auf Vergrößerung (Hypertrophie) der Parenchymzellen (Fig. 49), teilweise auch auf Vermehrung derselben (Hyperplasie). Diese Erscheinungen sind stets mit erhöhtem Wasserreichtum verbunden. Dabei werden die Zellformen in der Regel vereinfacht, als wenn die Gewebe auf einer niederen Entwickelungsstufe stehen geblieben wären (kataplasmatische Veränderungen); an Stelle des charakteristisch geformten Mesophylls finden sich z. B. einfach längliche oder gerundete Zellen. Verzahnungen zwischen den Epidermiszellen fallen fort; Spaltöffnungen bleiben mitunter unentwickelt. Mechanische Gewebe, insbesondere sklerenchymatische Elemente kommen nicht oder wenig zur Entwickelung, die Verholzung derselben unterbleibt meist. Die Gefäßbündel werden aber in der Regel ausgebildet, oft sogar in vermehrter Zahl, da sie erforderlich sind, dem veränderten Gewebe



Fig. 48.
Hexenbesen an *Pteris quadriaurita*, hervorgerufen durch *Taphrina Laurencia*. Ein kleiner Teil des Hexenbesens zeigt die Jugendform der Pteris-Wedel (x).
(Nach Giesenhagen, Flora 1892)

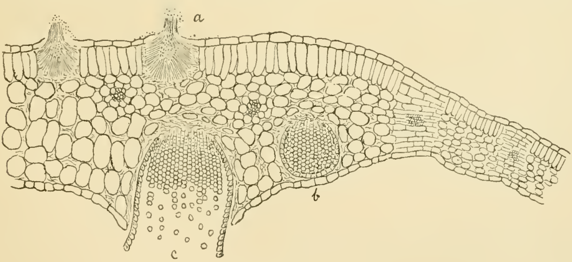


Fig. 49.
Aecidiengalle von *Puccinia graminis* auf der Berberitze. Rechts normaler Blattquerschnitt, links hypertrophiertes Blattgewebe, darin zwei Spermogonien (a), ein junges (b) und ein reifes Aecidium (c).
(Original.)

Wasser und Nahrung zuzuführen; aber es macht sich eine verminderte Gefäß- und Tracheidenbildung und ein Überhandnehmen von parenchymatischen Elementen bemerkbar. Seltener kommt in einzelnen Fällen ein Fortschritt zu höherer Entwickelung zustande (prosoplasmatische Veränderungen). Ein interessantes Beispiel liefern die Früchte von *Capsella Bursa pastoris.* Normalerweise haben dieselben ein dickwandiges prosenchymatisches Gewebe an der Innenwand; wenn sie aber von *Cystopus candidus* befallen sind, entsteht an Stelle desselben ein dünnwandiges Parenchym, und es treten Spaltöffnungen in der Grenzschicht auf, die normalerweise fehlen. Im allgemeinen sind alle Veränderungen in den Pilzgallen von einer solchen Art, daß sie eine bessere Anpassung der Gewebe an die Leistungen ergeben, die der Pilz von ihnen verlangt, so daß es sich also um eine Symbiose handelt, die einseitig dem Pilze zugute kommt. Auch die mehrfach zu beobachtende vermehrte Chlorophyllbildung in pilzbefallenen Geweben kann in diesem Sinne aufgefaßt werden. Von besonderem Interesse, aber schwieriger zu beobachten und zu deuten, sind die Veränderungen, die innerhalb der Zellen vor sich gehen. Die Beziehungen zwischen Wirt und Schmarotzer wird man als einen Kampf um die Oberherrschaft betrachten müssen. Jedenfalls zeigen die Zellen Anzeichen erhöhter Tätigkeit und Veränderungen, die darauf hinweisen, daß das Protoplasma sich des Eindringlings zu erwehren oder sich gegen denselben zu schützen sucht. Die Haustorien des Pilzes, von denen man in einigen genauer untersuchten Fällen festgestellt hat, daß sie nicht in das Protoplasma eindringen, sondern dasselbe nur einstülpen, werden von einer Zellulosescheide umkleidet, die sie allerdings in ihren oberen Teilen oft durch-

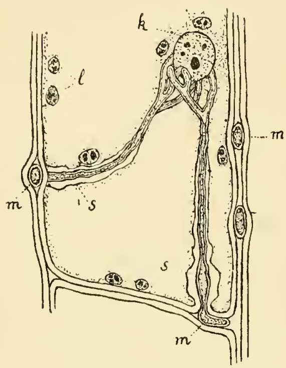


Fig. 50.
Haustorien von *Puccinia Adoxae* in einer Rindenzelle von *Adoxa Moschatellina* nach dem Zellkern (*k*) hinwachsend, am Grunde von einer Zellulosescheide (*s*) umgeben. *m* in der Membran wachsende Mycelfäden im Querschnitt. *l* Leukoplaste.
(Nach v. Guttenberg, Beiträge zur physiol. Anat. d. Pilzgallen.)

brechen, und der Zellkern der Wirtszelle findet sich den Haustorien angelagert, sei es, daß die Haustorien den Zellkern aufsuchen, um ihn auszunutzen, oder daß der Zellkern sich den Haustorien anlegt, um der angreifenden Tätigkeit derselben entgegenzuarbeiten (Fig. 50). Auffällige Vergrößerung der Zellkerne, Auftreten lappiger Gestalten an denselben, Lockerung und Deutlicherwerden der Gerüststruktur, Vergrößerung der Nukleolen, sowie auch eine allgemeine Vermehrung der Masse des Protoplasmas sind die Anzeichen dieser erhöhten Tätigkeit. In den stark vergrößerten Kernen der von *Synchytrium*-Arten befallenen Zellen bildet sich ein System verzweigter Kanäle aus, das nach derjenigen Seite mündet, wo der Parasit liegt (Fig. 51).

Mit den an die besprochenen Stufen des Parasitismus angeknüpften Einzelheiten ist die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen nicht erschöpft. Einige weitere eigenartige Verhältnisse mögen noch besonders geschildert werden.

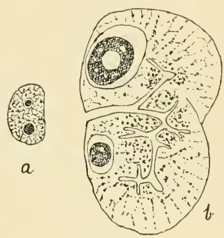


Fig. 51.
Durch die Wirkung des Parasiten vergrößerte Zellkerne aus einer Galle von *Synchytrium Mercurialis* auf *Mercurialis perennis*. *a* Zellkern einer der Wirtzelle benachbarten Epidermiszelle, wenig vergrößert. *b* Zellkern einer Wirtzelle, stark vergrößert und mit Kanalsystem im Innern (medianer Schnitt).
(Nach v. Guttenberg, Jahrb. wiss. Bot. XLVI.)

Ein Beispiel hochentwickelter Anpassung zwischen den pathogenen Pilzen und den Nährpflanzen bilden auch die Brandpilze, besonders die der Getreidearten, Arten von *Ustilago* und *Tilletia* (138). Die Infektion findet während der ersten Keimungsstadien der Samenkörner statt, bei einigen Arten auch bereits an den Fruchtknoten, aus denen die Körner hervorgehen. Das Mycel lebt dann während der ganzen Entwickelung der Pflanze mit dieser wie ein harmloser Begleiter. Erst in den Blüten beginnt der Pilz bei den meisten Arten sein Zerstörungswerk. Seltener werden andere Stellen ergriffen. Einige Brandpilze rufen charakteristische Pilzgallen hervor, z. B. der Maisbrand (*Ustilago Maydis*, Fig. 52) und besonders auffällig *Ustilago Treubii* auf *Polygonum chinense* (139). Die in den Gallen vorhandenen Veränderungen der Gewebe sind von solcher Art, daß sie die Ernährung des Pilzes und später die Befreiung seiner Sporen fördern. Das Ende der Entwickelung ist in allen Fällen

die Entstehung des meist dunkel gefärbten Brandsporenpulvers an Stelle der befallenen Gewebe. Bemerkenswert ist der Umstand, daß trotz der engen Anpassung zwischen Pilz und Nährpflanze die Kultur der Brandpilze auf künstlichem Nährboden möglich ist.

Das Mycel der Meltaupilze oder Erysiphaceen (140) wächst ganz außerhalb der Gewebe der Nährpflanzen auf der Epidermis und bildet hier auch seine Fruchtkörper aus, nämlich Konidienketten und Perithecien (Fig. 53). Nur kleine Haustorien dringen durch Kutikula und Membran in die Epidermiszellen ein. Man bezeichnet solche Pilze als Ektoparasiten, im Gegensatz zu den Endoparasiten, deren Mycel im Innern der Gewebe lebt. Auch zwischen den Meltaupilzen und ihren Nährpflanzen besteht eine sehr enge Anpassung. Die Blätter der Nährpflanzen vergilben zwar, verkrümmen sich oft und werden stark ausgezehrt, aber sie bleiben doch am Leben und vertrocknen erst in den letzten Stadien der Entwickelung des Schmarotzers. Dennoch werden Gesamtentwickelung und Fruchtansatz der befallenen Pflanzen stark herabgesetzt, besonders da sich die Pilze meist nach und nach über das gesamte Laub ausbreiten. Reinkulturen der Meltaupilze auf künstlichem Nährboden scheinen nicht gemacht worden oder nicht möglich zu sein.

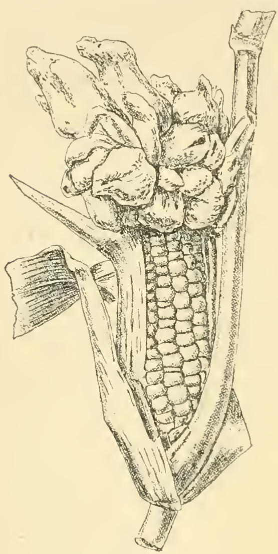


Fig. 52.
Ustilago Maydis an der Spitze eines Maiskolbens. Beispiel für Gallenbildung und für lokalisierte Infektion durch einen Brandpilz.
(Nach Brefeld, Untersuchungen.)

Eine Art Zwischenstellung zwischen Ektoparasiten und Endoparasiten nehmen diejenigen Pilze ein, deren Mycel ganz oberflächlich, in der Membran zwischen den Epidermiszellen und der Kutikula, sich entwickelt und außerdem wenig oder gar nicht in das Innere der befallenen Organe eindringt. Hier könnte eine Anzahl Arten der Exoasceen (141) genannt werden, die begrenzte

Blattflecken bilden, die sich oft blasenartig verkrümmen, sowie ferner die zu der Ascomycetengattung *Venturia* gehörenden *Fusicladium*-Pilze (142), die auf der Rinde und den Blättern besonders unserer Obstbäume leben und den heranwachsenden Früchten dadurch, daß sie die Epidermis ausdehnungs- und wachstumsunfähig machen, erheblichen Schaden zufügen.

Erscheinungen besonderer Art treten bei einigen sklerotienbildenden Pilzen auf. Die *Claviceps*-Arten des Getreides und anderer Gräser (143) dringen in die Fruchtknoten ein, die sie töten und emporheben, und entwickeln dann an Stelle derselben ein nur aus Pilzgewebe bestehendes Sklerotium (Mutterkorn). Eine andere Weise der Sklerotienbildung an Stelle von Früchten findet sich bei gewissen *Sclerotinia*-Arten, die auf *Prunus Padus*, *Sorbus aucuparia, Betula, Vaccinium*-Arten usw. leben (144). Es entstehen Fruchtmumien, indem das Mycel die Früchte ganz durchwuchert. Die Form der Früchte, anscheinend durch die erhaltene Oberhaut geschützt, bleibt mehr oder weniger erhalten; im Innern finden sich die Reste des Gewebes, umsponnen und zusammengedrängt durch das Mycel. Die nach einer Ruhezeit aus den Sklerotien hervorgehenden Ascosporenfrüchte setzen in beiden Fällen die Entwickelung fort.

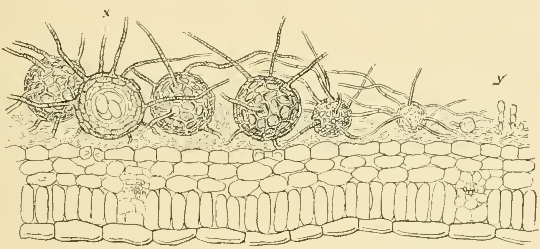


Fig. 53.
Hopfen-Meltau, *Sphaerotheca Humuli*. Mycel und Perithecien an der Unterseite eines Hopfenblattes; bei x ein Perithecium durchschnitten, bei y einige Konidienketten.
(Original.)

Über die **ursächlichen Beziehungen der Pilze zu den Pflanzenkrankheiten**, in deren Begleitung sie auftreten, sind die Ansichten der Forscher nicht in jeder Beziehung übereinstimmend. Darüber

herrscht kein Zweifel, daß die Pilze den Krankheiten ihre charakteristischen Symptome aufdrücken, aber man streitet über die Frage, ob die Pilze imstande sind, für sich allein an der vollkommen gesunden Pflanze die Krankheiten hervorzurufen, oder ob es dazu eines in der Pflanze bereits vorher vorhandenen krankhaften Zustandes bedarf, einer Disposition oder Prädisposition, wie man denselben, ohne ihn bestimmter definieren zu können, bezeichnet hat (145). Die Frage hat insofern auch praktische Bedeutung, als die Vertreter der ersten Ansicht in ihren Maßregeln zur Bekämpfung der Krankheiten vorwiegend bemüht sind, die Pilzkeime aus der Umgebung der zu kultivierenden Pflanzen zu entfernen, während die Anhänger der Prädispositionslehre behaupten, daß alles darauf ankomme, durch günstige Gestaltung der Umgebung, insbesondere der Ernährungsverhältnisse, jede Neigung zur Erkrankung von der Pflanze fernzuhalten.

Beiden Anschauungen liegen offenbar richtige Beobachtungen zugrunde, aber beide gehen von verschiedenen Beispielen aus und beurteilen die übrigen, wie es scheint, zu einseitig nach den beobachteten Verhältnissen. Das Entstehen einer Krankheit, namentlich einer epidemisch auftretenden, ist stets von der ziemlich verwickelten Wechselwirkung mehrerer Umstände abhängig, von denen bald der eine, bald der andere mehr hervortritt und als der wichtigere erscheint. Unsere Kenntnisse reichen nicht aus, diese Bedingungen in allen Fällen richtig zu beurteilen.

Eine große Anzahl von Pilzen vermag, wie das Experiment lehrt, völlig gesunde Pflanzen zu infizieren. Aber auch bei diesen genügt das bloße Zusammentreffen der Nährpflanze mit dem Pilze nicht zur Infektion; es kommt vielmehr noch auf zwei Faktoren an. Der erste Faktor liegt in der Pflanze selbst; die Infektion kommt nur zustande, wenn die Pflanze sich in dem geeigneten Entwickelungsstadium befindet. Einige Pilze können nur die ganz jugendlichen Blätter infizieren, z. B. die Sporidien der Rostpilze, andere infizieren ebensogut oder vielleicht besser die älteren Blätter, wie die Aecidiosporen und Uredosporen der Rostpilze (146); wieder andere Pilze dringen nur in die Blüten oder nur in die Keimlinge oder nur in die Knospen ein usw., wie schon oben ausgeführt wurde. Der zweite Faktor ist die Witterung, und zwar insbesondere die Luftfeuchtigkeit. Nur wenn die

Luft genügend mit Wasserdampf gesättigt ist, können die Pilzsporen keimen, und nur, wenn sie so lange feucht bleibt, bis die Keimschläuche in die Pflanze eingedrungen sind, kommt die Pilzkrankheit zum Ausbruch. Inwieweit die Luftfeuchtigkeit auf die Ausbreitung und Weiterentwickelung der Pilzflecken von Einfluß ist, wurde schon oben angedeutet. Wahrscheinlich wird die Keimung der Pilzsporen auch durch gewisse Temperaturgrenzen beeinflußt, doch ist darüber wenig bekannt.

Als ein instruktives Beispiel für den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Infektion sei ein Versuch mit *Botrytis parasitica* erwähnt. Bepudert man die Blätter zweier Tulpen derselben Sorte mit den Konidien des Pilzes und stellt die eine Pflanze unter eine Glasglocke, die andere unbedeckt in ein trockenes Zimmer, so zeigt die erste Tulpe schon nach 24 Stunden zahlreiche graue Infektionsstellen, während die andere unversehrt bleibt (147).

Besonders zahlreiche Erfahrungen liegen über die Rostpilze vor. Man darf wohl sagen, daß die Infektion mit diesen Pilzen stets gelingt, wenn keimfähige Sporen auf eine gesunde und im richtigen Entwickelungsstadium befindliche Pflanze gebracht werden, vorausgesetzt, daß diese überhaupt eine Nährpflanze des Pilzes ist. Bedingung ist nur, daß die Luft eine Zeitlang genügend feucht gehalten wird. Daß durch die vorübergehend gehemmte Transpiration eine krankhafte Veranlagung geschaffen werde, wird niemand im Ernst bekaupten können. Derartige Luftverhältnisse kommen bei jedem einige Zeit anhaltenden feuchten Wetter, bei jedem stärkeren Nebel oder Tau in der Natur vor, und sie wirken, abgesehen davon, daß sie die Pilzentwickelung fördern, nicht schädigend, sondern im allgemeinen erfrischend auf die Vegetation ein. Es ist auch wichtig, hervorzuheben, daß die nach der Infektion entstehenden Uredo- oder Aecidienlager sich am besten auf kräftigen, gesunden Blättern entwickeln, sowie, daß es nach einigen experimentellen Untersuchungen scheint, daß eine Schwächung der Lebensenergie der befallenen Blätter, sei es durch den Pilz selbst, sei es auf anderm Wege, in gewissen Fällen wenigstens, die Uredobildung hemmt und die Entstehung der die Vegetation des Pilzes abschließenden Teleutosporen veranlaßt (148).

Auch die Brandpilze scheinen, abgesehen davon, daß sie nur bestimmte Entwickelungsstadien der Nährpflanze infizieren,

von einer besondern Disposition der Nährpflanze unabhängig zu sein. Dies zeigt sich am deutlichsten bei den Versuchen Brefelds (149), der durch Blüteninfektion mit Flugbrand bis 100 % Erkrankungen erhielt. Wenn man in den Fällen, wo die an den Samen haftenden Sporen die Keimlinge infizieren, festgestellt hat, daß kühle Witterung bei der Keimung den späteren Krankheitsbefall erhöht (150), so liegt die einfache Erklärung darin, daß die niedere Temperatur den Keimungsprozeß verlangsamt und dadurch die Keimlinge eine längere Zeit hindurch der Einwirkung der Pilzkeime ausgesetzt erhält, nicht aber in der Herstellung einer besonderen Disposition.

Endlich gibt es zweifellos auch unter den parasitischen Phycomyceten, Ascomyceten und den *Fungi imperfecti* zahlreiche Fälle, wo neben dem Zusammentreffen von Parasit und dem geeigneten Entwickelungsstande der Nährpflanze die Witterung, insbesondere die Luftfeuchtigkeit, der einzige Faktor ist, der das Zustandekommen der Infektion bestimmt. Aus den vom Verfasser publizierten mykologischen Arbeiten sind Beispiele in genügender Zahl zu entnehmen (151). Untersuchungen, die sich speziell und vergleichend mit der angeschnittenen Frage beschäftigen, liegen allerdings nicht vor.

Im wesentlichen gehören zu den im voraufgehenden genannten Pilzen alle diejenigen, die wahre und echte Parasiten sind oder sich wenigstens in dem Stadium, wo sie infizieren, als solche verhalten.

Auch gegenüber diesen parasitischen Pilzen gibt es nun allerdings eine verschiedene Empfänglichkeit einzelner Stämme oder Rassen ihrer Nährpflanzen. Es handelt sich aber dabei um Erscheinungen ganz anderer Art, und sie bedeuten daher keinen Widerspruch gegen das Gesagte. Es wird in anderm Zusammenhange noch darauf zurückzukommen sein.

Von dem bloßen Eintreten von Infektionen ist noch das Überhandnehmen der Pilze, das Zustandekommen von Epidemien zu unterscheiden. Auch dafür dürften bei den echten Parasiten die bestimmenden Momente wesentlich in den atmosphärischen Verhältnissen zu suchen sein, welche Entstehung, Verbreitung und Keimung der Sporen fördern. Diejenigen Sporen, die ausgeschleudert werden oder sich einzeln ablösen, dürften am besten bei trockener bewegter Luft befördert werden, während diejenigen,

die zu Ranken zusammengeklebt, z. B. aus Pykniden austreten, der lösenden Kraft des Wassers auch zu ihrer Verbreitung nicht entbehren können. Schwärmsporen bedürfen des Wassers zu ihrer Entstehung. Für das Keimen der Sporen ist allgemein Luftfeuchtigkeit erforderlich. Dazu kommen Ansprüche an Wärme und vielleicht an Licht in noch wenig bekanntem Verhältnis. Die das Auftreten von Epidemien fördernden Witterungsfaktoren lassen sich also auch keineswegs auf eine einfache Formel bringen.

Im Gegensatze zu denjenigen Pilzen, welche, nur unterstützt durch Witterungsverhältnisse, gesunde Pflanzen befallen, stehen andere, die sicher einer gewissen Disposition der Nährpflanze bedürfen, um zu infizieren. Den einfachsten und verständlichsten Fall bilden die Wundparasiten (152). Es handelt sich dabei meist um Parasiten der Stämme und Zweige der Holzpflanzen; über Wundparasiten der Blätter ist wenig bekannt. Die inbetracht kommenden Pilze vermögen, soweit man weiß, weder in das gesunde Laub, noch durch die unverletzte Rinde der Holzpflanzen einzudringen. Dagegen genügen kleine Wunden in der letzteren, um ihnen den Eintritt zu ermöglichen, wie sich durch Infektionsversuche zeigen läßt. Die Pflanzen können dabei im übrigen völlig gesund sein, so daß die Disposition ausschließlich in dem Vorhandensein der Wunden bestehen kann. In bezug auf das weitere Verhalten der in die Wunde gelangten Pilzkeime sind mehrere Fälle denkbar. Der erste Fall wäre der, daß die Keimschläuche der Sporen gegen die unverletzten Zellen vorgingen wie echte Parasiten; dann hätte die Wunde nur die Bedeutung, dem Parasiten die Durchdringung der Hautgewebe abzunehmen, die er allein nicht auszuführen vermag. Die andere Möglichkeit wäre, daß die Keimschläuche der Sporen nur auf den durch die Verwundung abgetöteten Zellen zur Weiterentwickelung kämen. Nach anfänglich saprophytischer Ernährung könnte der Pilz dann entweder parasitisch werden oder saprophytisch bleiben, dabei aber doch als Schädling weiter wirken. Das letztere wäre denkbar, indem entweder der Pilz selbst Gifte oder Fermente abschiede, welche die benachbarten Zellen abtöten und ihm dadurch den Weg bereiten, oder indem solche Stoffe aus den Zersetzungsprozessen, die der Pilz in den getöteten Zellen einleitet, hervorgingen. Die einzelnen Fälle könnten außerdem durch Übergänge verknüpft sein. Untersuchungen, durch welche eine Entscheidung

zwischen den verschiedenen Möglichkeiten herbeigeführt werden könnte, liegen kaum vor, wie überhaupt die Zahl der mit Wundparasiten ausgeführten experimentellen Untersuchungen nicht besonders groß ist. Es ist aber wahrscheinlich, daß sich die einzelnen Pilze ziemlich verschieden verhalten werden. Strenge Parasiten wie die Rostpilze kommen unter den Wundparasiten anscheinend nicht vor; viele, vielleicht alle, lassen sich auf künstlichem Nährboden kultivieren, vermögen sich also auch wohl in der Natur saprophytisch zu ernähren, und damit dürfte es in Zusammenhang stehen, daß sie oft auch durch tote Gewebepartien in die Pflanze eindringen, z. B. durch die Stumpfe abgebrochener Zweige, oder auch durch Zweige, die durch Frost oder aus irgendeinem andern Grunde abgestorben sind.

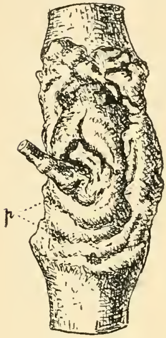


Fig. 54.
Nectria-Krebs am Apfelbaum.
p Perithecien der *Nectria*.
(Nach Goethe, Über den Krebs der Obstbäume.)

Ein gutes Beispiel ist der als *Nectria ditissima* bekannte, nach neueren Untersuchungen wohl richtiger als *N. galligena* zu bezeichnende Pilz (153). Er ist der Erreger charakteristischer Krebserscheinungen an Apfelbäumen, Buchen usw. (Fig. 54). Es genügt, die zugehörigen Konidien (*Fusidium*) in eine kleine Schnittwunde der Rinde zu bringen und diese eine Zeitlang gegen das Vertrocknen zu schützen, um an der betreffenden Stelle eine typische Krebsstelle hervorzurufen (154). Das sich ausbreitende Mycel tötet das Kambium und dringt auch in das Meristem der Überwallungswülste ein, so daß die Wunde nicht verheilt und immer neue Überwallungswülste gebildet werden. In der Natur mögen Frostrisse vielfach die Eingangspforte bilden. Bei einer von mir selbst beobachteten Krebsepidemie fand ich in der Mitte der Krebswunden stets die Reste abgebrochener Seitenzweige; es ließ sich aber nicht erkennen, auf welche Weise diese Zweige getötet worden waren. Die verwandte *Nectria cinnabarina* (155) dringt gleichfalls von Wunden oder abgestorbenen Stellen aus ein. Man hielt sie früher für einen Saprophyten, da man sie vorzugsweise auf abgestorbenen Zweigen findet. Sie besitzt aber in hervorragendem Grade das Vermögen, von den abgestorbenen Teilen aus gegen das gesunde

Gewebe vorzugehen, wobei mitunter schmale, gebräunte und geschrumpfte Streifen entstehen, die sich in der Längsrichtung der Zweige weit in das grüne Rindengewebe hinein erstrecken (Fig. 55). Auch von dem Pilz des Lärchenkrebses, *Dasyscypha Willkommii,* wird angegeben, daß er durch Wunden in die Nährpflanze eindringe (156). Die Krankheit tritt an den natürlichen Standorten der Lärche im höheren Gebirge nur verhältnismäßig selten und wenig schädigend auf, wird aber an den in der Ebene angepflanzten Lärchen oft

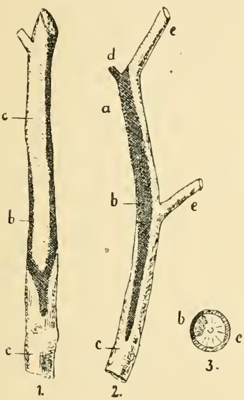


Fig. 55.
Nectria cinnabarina auf einem *Magnolia*-Zweige. Rechts Querschnitt. *a* Fruchtkörper. *b* getötetes, *c* gesundes Rindengewebe. *d* toter Zweig, Eingangspforte. *e* gesunde Zweige, die noch grüne Blätter trugen.
(Nach Klebahn, Gartenflora 1907.)

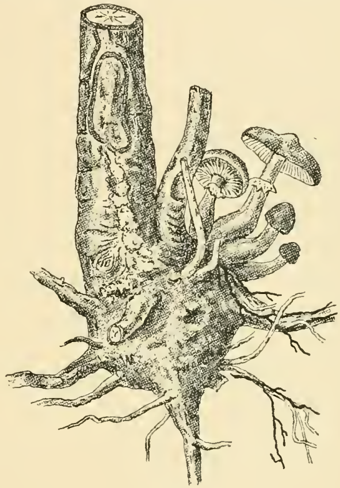


Fig. 56.
Kiefernstämmchen, durch den Angriff von *Armillaria mellea* getötet und mit Harzfluß behaftet. Rechts Fruchtkörper des Pilzes, rechts an den Wurzeln Rhizomorphen, am Stamm eine Harzflußstelle.
(Original, nach einem Aquarell der Bot. Staatsinstitute in Hamburg.)

epidemisch. Dies weist auf einen Einfluß des Klimas hin. Man hat angenommen, daß die wärmere und feuchtere Herbstwitterung der tieferen Lagen die Triebe weniger gut „ausreifen" lasse als das Gebirgsklima, so daß leichter Frostschäden an ihnen entständen. Von anderer Seite ist dagegen geltend gemacht worden, daß die in der Ebene wesentlich verlängerte Zeit des Entwickelungsbeginns

(März bis Mai) eine Verlängerung der empfindlichen Periode bedeute. Weitere Beispiele sind die verschiedenartigen parasitischen Agaricaceen und Polyporaceen (157). Bei einigen von ihnen, wie dem Hallimasch (*Armillaria mellea*, Fig. 56) und dem Kiefernwurzelschwamm (*Fomes annosus*), scheint eine Verbreitung und Übertragung des Mycels durch den Boden von Wurzel zu Wurzel stattfinden zu können, und es ist schwer zu sagen, wieweit dabei Wunden, die aber immerhin durch Tiere auch an den Wurzeln leicht entstehen können, eine Rolle mitspielen. Im allgemeinen aber und insbesondere für die Infektion durch Sporen dürften wohl Wunden, die durch abgesägte und abgebrochene Zweige, durch Tierfraß oder auf andere Weise entstanden sind, die Eingangspforten sein und das Auftreten der Pilzschäden also von diesen primären Ursachen abhängen. Das Auftreten der großen Fruchtkörper von *Fomes igniarius, Trametes Pini*, einer Reihe von *Polyporus*-Arten und anderer in der Nähe von Astwunden weist direkt auf diese Art der Infektion hin (Fig. 13). Alle diese Pilze erzeugen charakteristische Zersetzungserscheinungen des Holzes. Die saprophytisch lebenden holzzerstörenden Pilze reihen sich hier an. Es ist nicht ganz leicht, zwischen ihnen und den echten Parasiten die Grenze zu ziehen. Das ältere Holz ist ein mehr oder weniger totes Gebilde im Innern des lebenden Baumes, und soweit die Pilze ihre Angriffe nur auf dieses richten, müssen sie als Saprophyten angesehen werden; aber es geht gleichfalls ohne scharfe Grenze in das gesunde Holz über.

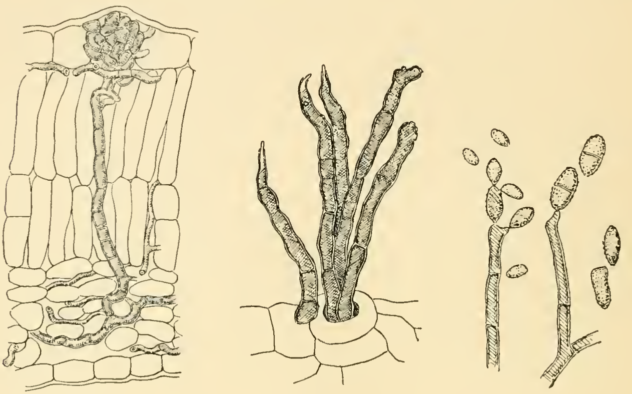
Eine dritte Gruppe von krankheiterregenden Pilzen hat man als Schwächeparasiten bezeichnet (159). Diese Pilze treten als regelmäßige Begleiter gewisser Krankheiten auf, und zwar in einer solchen Weise, daß man ihnen einen bestimmenden Einfluß auf die Krankheitssymptome zuschreiben muß. Ihr Mycel wuchert im Gewebe, wie das echter Parasiten. Versucht man aber, durch ihre Sporen Infektionen hervorzurufen, so erhält man kein Ergebnis. Auch Wunden, durch die sie eingedrungen sein könnten, sind nicht aufzufinden. Man hat daher angenommen, daß die Infektion nur eintritt, wenn die Pflanzen vorher durch ungünstige äußere Umstände Störungen in ihrer Lebensenergie erfahren haben. Worin derartige Störungen bestehen können, läßt sich jedoch sehr schwer sagen. Es liegen wenig exakte Beobachtungen darüber vor; es ist vor allem sehr schwer möglich, derartige Zustände

künstlich herbeizuführen, da die durch irgendwelche Eingriffe herbeigeführten Wirkungen leicht zu plump ausfallen, und anscheinend ist auch kaum ernsthaft versucht worden, in systematischer Weise experimentelle Untersuchungen darüber vorzunehmen. Jedenfalls würde es eine verdienstliche Arbeit sein, die Bedingungen der Infektion bei derartigen Pilzen genauer zu erforschen.

Als Beispiel mögen zunächst die sogenannten Schwärzepilze genannt sein, die bei gewissen Krankheiten der Getreidepflanzen, der Rübenblätter usw. als charakteristische schwärzliche Überzüge auftreten (160). Man findet Konidienträger aus den Gattungen *Cladosporium*, *Heterosporium*, *Hormodendron*, *Sporidesmium*, *Alternaria* und daneben gelegentlich Perithecien von *Pleospora* oder von *Mycosphaerella* (*M. Tulasnei*), und man glaubt gewisse Zusammenhänge zwischen diesen Pilzformen nachgewiesen zu haben, die aber, wie mir scheint, nicht genügend begründet sind und der Nachprüfung bedürfen. Gesunde Pflanzen werden von diesen Pilzen nicht befallen. Geschwächte Pflanzen scheinen angegriffen und zerstört zu werden. Die an Schwärze leidenden Getreidepflanzen sind gewöhnlich im ganzen kränklich und an allen oberirdischen Teilen von den Pilzen bedeckt. Bei der Schwärze der Rüben finden sich aber nur mehr oder weniger ausgedehnte Blattflecken an den sonst gesunden Pflanzen; hier müssen also vielleicht lokalisierte Schwächezustände angenommen werden. Aus eigener Erfahrung möchte ich *Heterosporium Syringae* nennen (161). Dieser Pilz wurde wie ein echter blattfleckenerzeugender Pilz auf Fliederblättern gefunden (Fig. 57); es gelang aber nicht, mit seinen Sporen die Krankheit hervorzurufen. Auch ein auf Flecken von Rübenblättern gefundenes *Heterosporium* erwies sich nicht als parasitisch (162). Ein nahe verwandter Pilz, *Heterosporium echinulatum*, auf Nelken lebend, ist dagegen ein echter Parasit. Daß man bei der Beurteilung aller dieser Verhältnisse, solange nicht sehr genaue Untersuchungen vorliegen, äußerst vorsichtig sein sollte, zeigt am besten das Beispiel der Krankheiten, die man als Wurzelbrand und als Herz- und Trockenfäule der Rüben bezeichnet. In Sorauers Handbuch wird noch neuerdings die Ansicht vertreten, daß die dabei neben *Pythium* und *Aphanomyces* als Erreger inbetracht kommende *Phoma Betae* der gesunden Rübenpflanze nicht viel anhaben könne (163). In-

zwischen hat aber Peters gefunden, daß Impfungen, die gleichzeitig mit der Aussaat der Samen stattfinden, an den Keimpflanzen Wurzelbrand hervorrufen, einen kleinen Teil der Keimlinge auch wohl töten (164). In einem gewissen sehr jugendlichen Entwickelungsstadium scheint die Rübe demnach auch ohne besondere Schwächezustände für den Pilz empfänglich zu sein. Wenn das richtig ist, muß in dem vorliegenden Falle die gesamte Frage eine andere Beurteilung erfahren.

Scharfe Grenzen werden sich zwischen den drei Typen von Parasiten, die hier unterschieden worden sind, überhaupt nicht



a *b* *c*

Fig. 57.

Heterosporium Syringae auf *Syringa vulgaris*. *a* Mycel, wie das eines Parasiten in Blattflecken enthalten. *b* Konidienträger, durch eine Spaltöffnung hervorwachsend. *c* Konidienträger mit Konidien.

(Aus Klebahn, Krankh. d Flieders.)

ziehen lassen. Zudem bleiben auch bei den verhältnismäßig gut untersuchten Pilzen hinsichtlich der inbetracht kommenden Verhältnisse noch manche Fragen offen. Von *Phytophthora Syringae* wurde schon oben erwähnt, daß sie zwar die Knospen als echter Parasit befällt, in die Rinde aber anscheinend nur durch Wunden einzudringen vermag (Fig. 41). *Sclerotinia bulborum*, der Erreger des „schwarzen Rotzes“ der Hyazinthen, befällt zwar die Zwiebeln mit Leichtigkeit durch sein im Boden wucherndes Mycel, aber die Sporen bleiben anscheinend völlig ohne Wirkung auf die

Nährpflanze (165). Der Platanenpilz, *Gnomonia veneta*, tritt in seinen Konidienformen, wie schon oben angedeutet, als schädlicher Parasit auf (Fig. 35). Es gelingt auch nicht selten, mit den Sporen oder mit den Konidien Infektionen hervorzurufen, aber die Infektion tritt nicht regelmäßig ein, wie bei nahe verwandten Pilzen, z. B. *Gnomonia leptostyla* auf *Juglans regia* oder *Gn. padicola* auf *Prunus Padus* (166). Es müssen hier also noch irgendwelche besonderen Momente, die nicht näher bekannt sind, die Infektion beeinflussen. Mit den Versuchen von Moisescu, der Kalkmangel verantwortlich machen will, ist jedoch die Frage nicht im entferntesten erledigt (167). Wenig geklärt sind auch die Verhältnisse der *Valsa leucostoma*, die bei dem „rheinischen Kirschbaumsterben“ auftritt. Nach Aderhold (168) ist der Pilz ein Wundparasit, der sich nach stattgefundener Ansiedelung parasitisch ausbreiten soll. Nach Versuchen von Lüstner kommt er dagegen in Wunden gesunder Zweige überhaupt nicht zur Entwickelung, während er in Zweige, die infolge Abtrennung von ihrem Stamme welken und absterben, auch ohne Verletzung eindringt, sich darin auch ausbreitet und Fruchtkörper reift, so daß er demnach ein Schwächeparasit, vielleicht auch nur ein Saprophyt wäre. Auch hinsichtlich der *Valsa oxystoma*, die bei einer Erlenkrankheit auftritt, sowie der *Didymosphaeria populina* (169), die das angeblich durch klimatische Verhältnisse bewirkte Absterben der Pyramidenpappeln begleitet, sind die Fragen nach ihrer parasitischen Natur und ihrer ursächlichen Bedeutung als Krankheitserreger noch dunkel. (Vgl. Wassermangel und Frost.)

Es wird nun allerdings im Gegensatz zu der hier vertretenen vielfach auch die Ansicht ausgesprochen, daß nicht nur bei den durch Wund- und Schwächeparasiten, sondern auch bei den durch echte Parasiten hervorgerufenen Krankheiten die Infektion von einer gewissen Prädisposition der Nährpflanze abhängig sei, und daß namentlich epidemisch auftretende Krankheiten nur durch solche disponierende Momente zustande kommen. Man nimmt an, daß aus der Gesamtheit der Witterungs- und Bodenfaktoren ein Zustand der Pflanze resultiere, der sie für den Pilz angriff, auch durch echte Parasiten, bald in höherem, bald in geringerem Grade empfänglich mache. Inwieweit die Witterung einen klar erkennbaren direkten Einfluß auf die Pilzentwickelung ausüben kann, ist oben bereits ausgeführt worden; auch leuchtet

ein, daß Witterungsfaktoren imstande sind, ein vorhandenes empfängliches Entwickelungsstadium einer Pflanze längere Zeit zu erhalten oder umgekehrt es rasch vorübergehen zu lassen. Im übrigen aber ist es schwer, sich von den angenommenen Dispositionszuständen klare Vorstellungen zu bilden. Es ist leicht, zu behaupten, daß die chemische Zusammensetzung der Pflanzensäfte, z. B. Zuckergehalt, Säuregehalt usw. (170) beeinflußt werde, und daß diese für den Pilzangriff bestimmend sei, aber es ist damit nicht viel anzufangen, solange weder der Stoffwechsel der Wirtspflanzen noch die Lebensansprüche der Pilze in ihren Einzelheiten genauer bekannt sind. Insbesondere ist wiederholt versucht worden, zwischen parasitären Krankheiten und der Düngung, sowohl im ganzen, wie der Wirkung der Bestandteile des Düngers im einzelnen, Beziehungen anzunehmen. Aber es dürfte gefährlich sein, aus gelegentlichen Beobachtungen Schlüsse zu ziehen, da man nicht übersieht, welche mannigfaltigen Verhältnisse auf das Resultat eingewirkt haben können. Wenn z. B. mitgeteilt wird, daß reichlich mit Stickstoff gedüngte *Erica*-Pflanzen im Winter stark an *Botrytis* litten, während nicht gedüngte gesund blieben (171), so ist das zwar eine interessante Einzelbeobachtung, die geeignet wäre, zu genaueren Untersuchungen anzuregen, nicht aber eine solche, aus der man bereits folgern darf, daß reichliche Stickstoffdüngung den Pilzbefall fördere. Systematische Versuche in genügendem Umfange sind aber sehr schwer durchzuführen, weil man es nicht in der Hand hat, mit parasitischen Pilzen in beliebigem Maßstabe Masseninfektionen vorzunehmen. Man kann im allgemeinen nur aus den spontan auftretenden Epidemien schließen, und dabei können leicht wichtige Momente übersehen werden.

Hinsichtlich der Getreideroste hat sich Eriksson eingehend mit der Frage beschäftigt, ob die Düngung einen Einfluß auf den Grad des Auftretens der Krankheit habe (172). Er vermag aber weder aus den vorhandenen Literaturangaben, noch aus seinen eigenen Versuchen sichere Schlüsse abzuleiten, wenn er auch nicht bestreiten möchte, daß vielleicht gewisse Beziehungen vorhanden sind. Es dürfte überhaupt verkehrt sein, auf diesem Gebiete, wenigstens schon jetzt, allgemeine Regeln aufstellen zu wollen; die bestimmenden Faktoren sind sicher ebenso verschieden, wie die einzelnen Krankheiten und ihre Erreger selbst, und man wird jeden Fall einzeln untersuchen müssen.

Was die **Anpassung der Pilze an die Nährpflanzen** betrifft, so ist eine Anzahl sehr bemerkenswerter und auch für die Pathologie wichtiger Tatsachen festgestellt worden.

Verhältnismäßig selten tritt derselbe Pilz als Krankheitserreger an einer größeren Zahl verschiedenartiger Pflanzen auf. Gewisse Wundparasiten wie *Nectria cinnabarina*, die man an zahlreichen Bäumen antrifft, Schwächeparasiten, wie die Schwärzepilze, und alle die Fälle, wo Saprophyten gelegentlich als Krankheitsbegleiter vorkommen, dürften Beispiele sein, obgleich ein experimenteller Beweis der Identität der Formen verschiedener Nährpflanzen meist nicht vorliegt. Die Erscheinung wird als Pleophagie bezeichnet, die inbetracht kommenden Pilze sind *plurivor*.

In der Regel besteht eine sehr enge Anpassung der Pilze an ihre Nährpflanzen, und diese scheint um so mehr ausgebildet zu sein, in je höherem Grade die Pilze selbst als Parasiten entwickelt sind. Viele Arten der parasitischen Pilze zerfallen in Unterarten oder Rassen, die sich nur dadurch voneinander unterscheiden, daß jede einzelne an eine ganz bestimmte Nährpflanzenart oder an einen ganz kleinen Kreis von Nährpflanzen angepaßt ist. Man kann dieses Verhältnis auch folgendermaßen ausdrücken: Wenn ein bestimmter parasitischer Pilz auf einer größeren Anzahl von Pflanzenarten gefunden wird, so stellt sich bei genauerer Untersuchung in der Regel heraus, daß die einzelnen Pflanzenarten oder kleine Gruppen derselben ihre Spezialform des Pilzes für sich haben, die nur sie und nicht die anderen Arten oder Gruppen befällt. Diese Erscheinung wird als Spezialisierung des Parasitismus bezeichnet. Sie wurde zuerst bei den durch Rostpilze hervorgerufenen Krankheiten eingehend studiert (173), aber sie ist inzwischen auch bei manchen anderen schmarotzenden Pilzen nachgewiesen worden, z. B. beim Mutterkorn (174), beim Meltau (175) usw. Die besonderen Formen sind je nach dem systematischen Werte, den man ihnen beigemessen hat, als biologische Arten oder Rassen, als spezialisierte Formen oder auch gemäß der Hypothese, daß sie durch Gewöhnung entstanden wären, als Gewohnheitsrassen bezeichnet worden.

Als Beispiel sei *Puccinia graminis*, der bekannteste der Getreiderostpilze, der zugleich ein Parasit zahlreicher Gräser ist, genannt. Die Form dieses Pilzes, welche auf dem Roggen lebt, läßt sich nach Eriksson (176) nicht auf Hafer und Weizen, wohl

aber auf Quecke und Gerste übertragen; die auf dem Hafer lebende Form geht nicht auf Roggen und Weizen über; die auf dem Weizen lebende Form befällt Roggen und Hafer nicht. Ebenso haben zahlreiche andere Grasarten oder kleinere Gruppen derselben ihre Spezialformen dieses Pilzes, die immer nur auf ihnen und nicht auf den Getreidearten oder auf den übrigen Gräsern zu leben vermögen. In Amerika hat man ein zwar im wesentlichen ähnliches, im einzelnen aber etwas abweichendes Verhalten der Spezialformen des Getreiderosts gefunden; es scheint danach, als ob sich dieselben in verschiedenen geographischen Lagen etwas verschieden entwickeln können (177).

Für das Auftreten der Pilzkrankheiten ist die Spezialisierung insofern bedeutungsvoll, als Pflanzen, die verschiedene Formen desselben Pilzes beherbergen, einander nicht gegenseitig anzustecken vermögen. Der erwähnte Getreiderost kann von einem Roggenfelde wohl auf ein Gerstenfeld übergehen, aber nicht auf ein Weizenfeld oder ein Haferfeld usw.

Einige im neuerer Zeit bekannt gewordene, sehr merkwürdige Fälle von Pleophagie bei parasitischen Pilzen, z. B. bei *Cronartium asclepiadeum*, *Puccinia Isiacae* (178), *Uromyces lineolatus* (179), bilden nur scheinbar eine Ausnahme, da sie mit hochentwickelter Spezialisierung verbunden sind. Für die Pathologie sind die Erfahrungen über *Cronartium asclepiadeum* insofern von großem Interesse, als sie das Übergehen eines Pilzes auf ganz neue Wirte zeigen, die nicht nur ganz andern Pflanzenfamilien angehören, sondern auch aus Gegenden stammen, wo sie von dem Pilze auf natürlichem Wege gar nicht infiziert werden können. Es kann sich hier also unmöglich um Anpassungserscheinungen handeln, sondern es liegt der Fall vor, daß eine Anzahl sehr verschiedenartiger Pflanzen zufällig in bezug auf diejenigen Eigenschaften, die sie als Wirte für einen bestimmten Pilz geeignet machen, übereinstimmt und sich von der großen Masse der übrigen Pflanzen, auch einem Teil ihrer nächsten Verwandten, darin unterscheidet (180). Das verwandte *Cronartium ribicola* liefert ein weiteres interessantes Beispiel für das Übergehen eines Pilzes auf neue Wirte. Das ursprünglich auf *Pinus Cembra* lebende *Aecidium (Peridermium Strobi)* hat die nach Europa eingeführte Weymouthskiefer befallen und sich zu einem gefährlichen Feinde derselben entwickelt (181).

Die Erscheinungen der Spezialisierung gewinnen noch in einer anderen Beziehung eine wichtige Bedeutung für die Pathologie. Die besondere Anpassung der parasitischen Pilze steht keineswegs bei den gewöhnlich unterschiedenen großen Arten der Nährpflanzen still; sie erstreckt sich vielmehr auch auf die Varietäten und insbesondere auch auf die sogenannten elementaren Arten (182). Mit diesem Namen bezeichnet man, soweit sie nicht Kreuzungen sind, die nur durch feine Merkmale getrennten und daher oft schwer unterscheidbaren, aber doch in der Regel erblich völlig konstanten Formen, die fast bei allen Kulturpflanzen vorhanden und hier unter dem Namen Sorten bekannt sind, in manchen Fällen (z. B. *Draba verna, Viola tricolor*) aber auch bei wildwachsenden Arten in der Natur vorkommen und in ihrer Gesamtheit die Art oder Spezies zusammensetzen. Wie nun derselbe Pilz, der auf einem größeren Kreis von Nährpflanzenarten lebt, entsprechend der Spezialisierung in der Regel einige dieser Arten stark, andere schwächer und noch andere wenig oder gar nicht befällt, so verhalten sich auch die elementaren Unterarten einer Pflanzenart, die im allgemeinen eine Nährpflanze eines Pilzes ist, diesem gegenüber oft ziemlich verschieden. Es gibt elementare Arten oder Sorten, die in hohem Grade empfänglich sind, es gibt andere, die weniger empfänglich sind, es kann auch solche geben, die fast oder ganz unempfänglich oder immun sind (183). Für die durch Kreuzung entstandenen Sorten gilt übrigens genau dasselbe. Wir können die Erscheinung als Sortenempfänglichkeit bezeichnen. Sie gibt eine gewisse Erklärung für die in manchen Fällen vorhandene Prädisposition einzelner Sorten der Kulturpflanzen gegen den Befall durch gewisse Krankheiten, aber es handelt sich hier um Erscheinungen ganz anderer Art, als die durch äußere Umstände hervorgebrachten krankhaften Prädispositionen, von denen weiter oben die Rede war.

Im Interesse des praktischen Pflanzenbaues liegt es, Sorten zu haben, die möglichst widerstandsfähig gegen Krankheiten sind. Es ergibt sich daraus für die Pflanzenzüchtung die wichtige Aufgabe, aus der Menge der elementaren Arten diejenigen auszulesen, die neben andern erwünschten und wertvollen Eigenschaften die Widerstandsfähigkeit gegen Krankheit besitzen, oder durch Kreuzung neue Sorten herzustellen, welche die Unempfänglichkeit einer im übrigen vielleicht wenig wertvollen Sorte mit

den guten Eigenschaften empfänglicher Sorten verbinden. Die Lösung der letzteren Aufgabe dürfte in manchen Fällen möglich sein, da die Empfänglichkeit als erbliche und auch der Mendelschen Spaltungsregel der Bastarde unterworfene Eigenschaft aufzutreten scheint (184). Übrigens können dabei weitere Schwierigkeiten dadurch entstehen, daß die weniger empfänglichen Sorten sich nicht in jedem Klima gleich verhalten, weil z. B. klimatische Einflüsse verlängernd oder verkürzend auf empfängliche Perioden in der Entwickelung einwirken, vielleicht auch noch andere Einflüsse ausüben können.

Eine Erscheinung, die noch kurz erwähnt werden muß, obgleich sie selbst nicht von pathologischem Interesse ist, ist der **Wirtswechsel** (185). Sie ist aber wichtig für das Auftreten gewisser Krankheiten, weil sie zur Folge hat, daß mitunter eine Pflanze deshalb von einer Pilzkrankheit befallen wird, weil eine gewisse andere Pflanze in ihrer Nachbarschaft an einer anscheinend ganz anderen Krankheit leidet. Wenn auf den Blättern eines Birnbaums rote Flecken, die zu Aecidiengallen werden, in reichlicher Menge auftreten, kann man sicher sein, daß in der Nachbarschaft ein Sadebaum *(Juniperus Sabina)* wächst, auf dem sich im Frühjahr die Teleutosporenlager des *Gymnosporangium Sabinae* finden, die hier auch ihrerseits eine Krankheit hervorrufen (186). Ebenso entstehen die bekannten roten Aecidienflecke auf den Stachelbeeren aus einer *Puccinia* auf *Carex*-Arten *(P. Ribesii-Caricis)*, die oben erwähnte schädliche Krankheit der Weymouthskiefer ist abhängig von einem Pilze der Johannisbeeren *(Cronartium ribicola)* usw. (187). Von besonderem Interesse ist der älteste bekannte Fall, der Zusammenhang des Getreiderosts *Puccinia graminis* (Fig. 22) mit dem Berberitzenrost (Fig. 49), an den sich lebhafte und wichtige Kontroversen aus älterer und neuerer Zeit knüpfen (188); es ist aber nicht möglich, hier näher darauf einzugehen. Außer bei Rostpilzen ist Wirtswechsel unter den Pilzen nur bei *Sclerotinia heteroica* bekannt geworden (189).

Für die **Erforschung der pilzparasitären Pflanzenkrankheiten** sind die wichtigsten Hilfsmittel die mikroskopische Untersuchung, die Reinkultur und der Infektionsversuch.

Der mikroskopischen Untersuchung fällt, abgesehen von dem Nachweis des Pilzes und der Untersuchung und Bestimmung seiner Fruchtkörper und Sporen, insbesondere die Aufgabe zu, die

Ausbreitung im Gewebe der kranken Pflanze und die krankhaften Veränderungen der letzteren festzustellen. Es handelt sich ferner darum, zu entscheiden, ob der Pilz in das lebende und gesunde Gewebe eindringt, oder ob er nur in dem abgetöteten verbreitet ist (Fig. 36).

Die Reinkultur sucht den Pilz auf einem künstlichen Nährboden rein, d. h. für sich allein und abgesondert von seinen ge-



Fig. 58.
Reinkultur der *Gnomonia veneta* auf Platanendekokt-Agar in einer Petrischale, aus Konidien erzogen.
(Aus Klebahn, Jahrb. f. wiss. Bot. XLI.)

wöhnlichen oder von zufälligen Begleitern zu kultivieren, um die Eigenschaften des Pilzes an sich festzustellen, um zu ermitteln, welche der gefundenen Fruktifikationen ihm angehören und welche nicht, und um, wenn es möglich ist, reines Material zu Infektionsversuchen zu erhalten (Fig. 58 und 59). Als Nährböden benutzt man am meisten Gelatine oder besser Agar-Agar mit Zusatz von Pilznähr-

stoffen, oder auch Pflanzenteile, z. B. Kartoffeln, Möhren usw., die alle zuvor durch Erhitzen sterilisiert, d. h. von entwickelungsfähigen Keimen freigemacht werden müssen. Auf verschiedenartigem Wege sucht man zu erreichen, daß die anzulegende Kultur von einer einzigen Spore ausgeht. Pilzreinkulturen sind in vielen Fällen schwieriger herzustellen, als Bakterienreinkulturen, da das für letztere meist gebräuchliche Kochsche Plattenverfahren für die Pilze, wenigstens wenn es sich um noch unbekannte Formen handelt, meist nicht anwendbar ist; es ist in der Regel erforderlich, die Keimung einer einzelnen Spore und die Entwickelung des Mycels aus derselben mikroskopisch Schritt für Schritt zu kontrollieren. Kulturen im hängenden Agartropfen unter Deckglas in einer besonderen Form von feuchten Kammern haben sich bei meinen Versuchen oft bewährt (190).

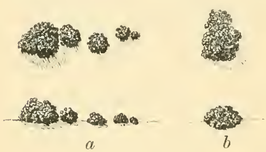


Fig. 59.
Reinkultur der *Mycosphaerella Ulmi*, von oben (oben) und von der Seite (unten) gesehen, *a* aus Konidien, *b* aus Ascosporen erzogen.
(Aus Klebahn, Jahrb. f. wiss. Bot. XLI.)

Ein großer Teil der bei den Pflanzenkrankheiten auftretenden parasitischen Pilze läßt sich auf künstlichem Nährboden mehr oder weniger gut zur Entwickelung bringen; mit bestimmten Gruppen, wie den Rostpilzen, Meltaupilzen, *Exoasceen* und *Peronospora*-Arten ist dies bisher nicht gelungen. Die Ascomyceten und die *Fungi imperfecti* wachsen in der Regel leicht auf künstlichem Nährboden; indessen gibt es auch unter ihnen solche, die auffallend schlecht oder zum Teil gar nicht darauf zur Entwickelung zu bringen sind, während sie das natürliche lebende Substrat leicht infizieren, nach eigenen Versuchen z. B. *Gnomoniella tubiformis* und *Entomosporium maculatum*. Es wurde im voraufgehenden bereits darauf hingewiesen, daß die Pilze, die auf künstlichem Nährboden wachsen, sich in der Regel auch in der Natur wenigstens zeitweilig saprophytisch ernähren, während die, welche nicht darauf wachsen, meist echte Parasiten zu sein scheinen. Um eine durchgreifende Regel dürfte es sich zwar nicht handeln. Wenigstens bilden die Brandpilze eine bemerkenswerte Ausnahme.

Die Wuchsformen der Pilze in der Reinkultur geben oft charakteristische Merkmale und können zur Diagnostik der Krankheitserreger verwendet werden (Fig. 58 und 59). In den meisten

Fällen erhält man auch Fruktifikationen, eine einzige oder auch mehrere, je nach der Eigenart der Pilze. Wo es nicht gelingt, dürften die Pilze besondere Anforderungen an den Nährboden stellen, die man nicht kennt. Als ein sicheres Mittel, fehlende Fruktifikationen zu erhalten, hat sich die Reinkultur bisher nicht bewährt.

Der Infektionsversuch gibt in erster Linie über die Frage Aufschluß, ob ein bestimmter Pilz als Erreger einer Krankheit angesehen werden muß oder nicht; der gelungene Versuch gestattet dann weiter, die Krankheit in allen ihren Stadien zu verfolgen und die Pilzfruktifikationen, die im Verlaufe derselben auftreten, festzustellen. Insbesondere sind die Erscheinungen des Wirtswechsels und die der Spezialisierung ausschließlich durch Infektionsversuche ermittelt worden. Daher ist der Infektionsversuch das wichtigste Hilfsmittel zur Erforschung der parasitären Pflanzenkrankheiten.

Bei jedem Infektionsversuch (191) ist es wichtig, sicher zu wissen, daß die eingetretene Infektion auch wirklich von dem zur Aussaat gebrachten Pilze herrührt. Man bezeichnet daher die Impfstellen, kontrolliert mikroskopisch das Eindringen der Keimschläuche, stellt zahlreiche Versuche an, beobachtet ungeimpfte Kontrollpflanzen, verwendet womöglich Reinkulturen zur Impfung und wendet überhaupt jede mögliche Vorsicht an, um Täuschungen zu vermeiden. Für die Beobachtung und zur Sicherung einwandfreier Resultate ist es am besten, mit Topfpflanzen zu arbeiten. Zur Herstellung des erforderlichen Feuchtigkeitsgrades der Luft und zur Abhaltung fremder Pilzkeime wendet man gewöhnlich ein Bedecken mit Glasglocken an. Echte Parasiten infizieren in der Regel, wenn ihre Sporen äußerlich mit den geeigneten Organen in Berührung kommen; die Sporen von Wundparasiten müssen in Wunden eingebracht werden. Parasiten in Holz oder Rinde von Holzpflanzen lassen sich auch durch Einpfropfen geeigneter Zweigausschnitte übertragen (192). Für die Untersuchung von Schwächeparasiten oder überhaupt solchen, die eine besondere Disposition der Nährpflanze voraussetzen, sind die Methoden noch wenig ausgebildet.

Das im voraufgehenden Gesagte findet mit den erforderlichen Abänderungen auch auf die Untersuchung der durch Myxomyceten und der durch Bakterien hervorgebrachten Pflanzenkrankheiten Anwendung.

Myxomyceten.

Die Myxomyceten oder Schleimpilze (193) nehmen durch ihre amöbenartigen Keimlinge und das daraus hervorgehende Plasmodium eine Mittelstellung zwischen Pflanzen und Tieren ein. Das für die Pilze charakteristische Element der Hyphe fehlt ihnen völlig, dagegen haben sie mit denselben durch die Bildung von Sporen eine gewisse Ähnlichkeit. Die meisten sind Saprophyten.

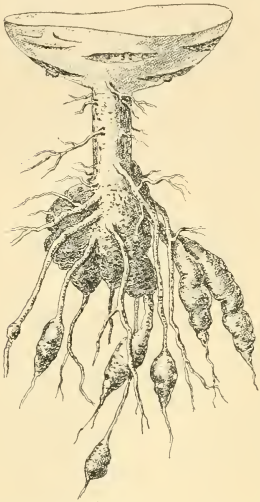


Fig. 60.
Kohlhernie an Kohlrabi. Die Knolle oben größtenteils abgeschnitten. (Original.)

Ein echter Parasit ist *Plasmodiophora Brassicae*, der Erreger der Kohlhernie (194). Die Keimlinge dringen in bestimmte Zellen der Rinde der Kohlwurzeln ein und leben hier zunächst mit den Zellen in Symbiose. Sie regen sie zu vermehrter Teilung an, vergrößern sie zugleich und veranlassen so die Entstehung von gallenartigen Wucherungen, die als kropfartige Auswüchse aus den Wurzeln hervortreten (Fig. 60). Das umgebende Gewebe bildet eine Hülle um die Kröpfe, die dem Wachstum derselben folgt. Das Ende der Entwickelung ist die vollständige Aufzehrung des Inhalts der befallenen Zellen durch den Parasiten, der sich selbst in Sporen umwandelt, die in unzählbarer Menge die Nährzellen anfüllen. Wenn die Sporen durch Verwesung der Kröpfe in den Boden gelangen, rufen sie einen Zustand hervor, den man als Kohlmüdigkeit bezeichnen könnte (vgl. Rübenmüdigkeit), da ein solcher Boden in den nächsten Jahren keinen gesunden Kohl aufkommen läßt.

Es sollen noch bei mehreren anderen Krankheiten Myxomyceten als Erreger auftreten; indessen ist das Wesen der inbetracht kommenden Organismen noch sehr wenig genau bekannt. In einem Falle hat sich ergeben, daß der betreffende Organismus (*Pseudocommis Vitis*) überhaupt nicht existiert, sondern durch Plasmakonkretionen vorgetäuscht worden ist. Neuerdings haben Maire

und Tison (195) geltend gemacht, daß die Gattung *Plasmodiophora* ihren natürlichen Anschluß besser bei den Chytridiaceen findet. Dann würden die Myxomyceten wahrscheinlich überhaupt unter den Erregern von Pflanzenkrankheiten ausscheiden.

Bakterien.

Von den Bakterien, Schizomyceten oder Spaltpilzen (196) sind die meisten harmlose Saprophyten, aber zum Teil doch als Träger der Verwesungserscheinungen und anderer Vorgänge insbesondere im Erdboden für das Naturganze von der größten Bedeutung. Viele sind wichtig als Erreger infektiöser Krankheiten des menschlichen und tierischen Organismus. Als Pflanzenschädlinge hat man sie früher überhaupt wenig beachtet. Gegenwärtig kennt man eine große Zahl von Pflanzenkrankheiten, bei denen Bakterien in den erkrankten Geweben zugegen und an der Zerstörung derselben beteiligt sind. Ob sie stets die Erreger dieser Krankheiten sind, ist eine keineswegs genügend geklärte und nicht allgemein zu beantwortende Frage. Sicher gibt es auch bei den Bakterien zwischen mehr oder weniger strengen Parasiten und reinen Saprophyten die verschiedensten Abstufungen. In einigen Fällen haben Infektionsversuche die Möglichkeit eines direkten Eindringens der Bakterien in die gesunde Pflanze ergeben. Für die Bakteriosis des Kohls und eine Bakterienkrankheit am Mais, *Corn wilt* genannt, ist festgestellt worden, daß die Infektion durch die Wasserspalten am Rande der Blätter stattfinden kann, besonders wenn man die Bakterien in die ausgeschiedenen Wassertröpfchen bringt (197). Auch ein Eindringen der Bakterien durch die gewöhnlichen Spaltöffnungen erscheint durchaus möglich (Fig. 61). Nach Busse kann auf diesem Wege die *Sorghum*-Hirse mit Bakterien infiziert werden (198). Sonstige Beobachtungen liegen aber anscheinend nicht vor, und es läßt sich auch nicht sagen, ob Bakterien ähnlich wie manche Pilze direkt durch die Membranen eindringen können. Die erfolgreichen Infektionsversuche sind in der Regel so ausgeführt worden, daß man kleine

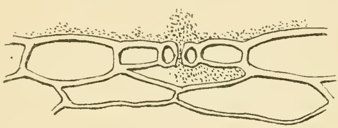


Fig. 61.
Bakterien, durch die Spaltöffnung in ein Blatt der *Sorghum*-Hirse eindringend.
(Nach Busse, Arb. Biol. Abt. IV. 1905.)

Wunden an der Versuchspflanze angebracht und in diese die Bakterien eingeführt hat. Insoweit die Infektion nur auf diese Weise zustande kommen kann, entsprechen also die Bakterien den Wundparasiten unter den Pilzen, und sie sind in diesen Fällen nur als die den Verlauf der Krankheit und die Symptome bestimmende, nicht aber als die alleinige Ursache anzusehen. Ihre pathogene Natur wird man trotzdem nicht bestreiten können. Außerdem muß die Frage gestellt werden, ob nicht in der Natur vielleicht doch unter nicht näher bekannten Umständen direkte Infektionen vorkommen. So greift z. B. die Bakterienkrankheit des Flieders (Fig. 62) bei feuchtem Wetter im Mai in den Baumschulen rasch um sich, ohne daß es bei der Untersuchung gelingt, Wunden aufzufinden, die als Eintrittspforten gedient haben könnten (199). Allerdings würden wohl mikroskopisch kleine Wunden, die durch die Tätigkeit kleiner Insekten hervorgebracht werden können, zum Eintritt der Bakterien ausreichend sein, und da man an Cucurbitaceen durch Insekten, die mit Bakterien bespritzt worden waren, Bakteriosen hervorrufen konnte (200), so spricht einiges für die Möglichkeit derartiger Infektion. Im ganzen kann man aber wohl behaupten, daß der Frage, wie in der Natur die Infektion zu-

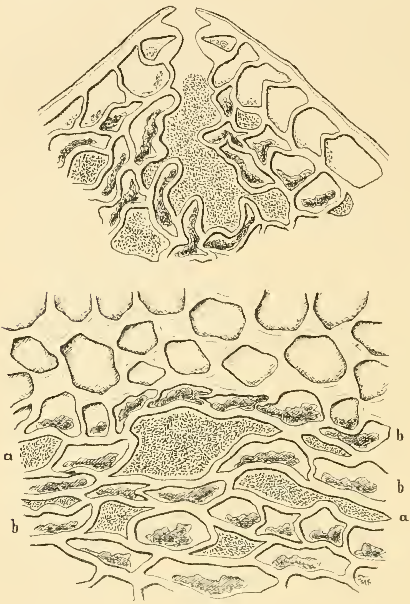


Fig. 62.
Bakterienkrankheit des Flieders. Teile von Querschnitten durch die Rinde. *a* Bakterien in den Interzellularräumen. *b* Parenchymzellen mit geschrumpftem Protoplasma. (Aus Klebahn, Krankh. des Flieders.)

stande kommt, die für die pathogenen Pilze stets als eine der wichtigsten angesehen wird, bei den krankheitserregenden Bakterien noch mehr Aufmerksamkeit geschenkt werden muß. In manchen Fällen sind vielleicht die Bakterien nur sekundäre Begleiter einer durch andere Ursachen primär erregten Krankheit. So wurden bisher Bakterien für die Ursache des Knollenschorfs des Selleries gehalten (201). Es ist aber ein Pilz vorhanden (*Phoma apiicola*), der die Pflanzen primär befällt; die Bakterien finden sich dann in den absterbenden Geweben ein und helfen sie zerstören. Ebenso dürften Fäulnisbakterien ähnlich den saprophytischen Pilzen schädigend wirken können, wenn es ihnen gelingt, sich in Wunden anzusiedeln und durch die entstehenden Fäulnisprodukte immer neue gesunde Zellen zu schwächen und zuletzt zu töten.

Die Symptome der Bakterienkrankheiten sind in vielen Fällen einfach gelbe oder rote, häufiger braune oder schwarze, meist erweichte und wässerige Flecken an den befallenen Organen, die mehr oder weniger rasch in völlige Zersetzung übergehen, seltener bei trockener Witterung verheilen. Wenn für den Gesamtstoffwechsel wichtige Teile befallen sind (Knollen, Gefäßbündel usw.), kann die ganze Pflanze vergilben und welken. In manchen Fällen werden noch auffälligere Erscheinungen hervorgerufen, z. B. Bildung gummiartiger oder schleimartiger Massen, welche dann meist die Bakterien enthalten, in den Gefäßbündeln oder andern Geweben (Rübenschwanzfäule, gelber Rotz der Hyazinthen, *Pseudomonas vascularum* in Zuckerrohr usw)., Schorfkrankheiten an Wurzeln oder Knollen (Kartoffeln, Rüben), gallenartige oder krebsartige Wucherungen, besonders an Holzgewächsen (Efeukrebs, Eschenkrebs, Zweiggallen der Olive) usw. (202).

Unter den letztgenannten nehmen die von amerikanischen Forschern unter dem Namen *„Crown-gall“* untersuchten Bildungen ein besonderes Interesse in Anspruch. Sie sind früher am Weinstock als „Grind“ beschrieben und für Wirkungen des Frostes gehalten worden. Sie lassen sich aber auf ziemlich verschiedene, auch krautige Pflanzen übertragen und haben die weitere bemerkenswerte Eigentümlichkeit, daß an derselben Pflanze an andern Organen sekundäre Tumoren von einem anatomischen Bau auftreten können, der dem des ersten Tumors ähnlich

ist (Fig. 63), wodurch eine gewisse Ähnlichkeit mit den Krebskrankheiten des Menschen zustande kommt (203).

Zu den durch Bakterien hervorgerufenen Wucherungen gehören auch die Wurzelknöllchen der Leguminosen. Ursprünglich wahrscheinlich ein pathologischer Zustand, sind sie gegenwärtig eine nützliche Einrichtung, die der Wirtspflanze die Assimilation des atmosphärischen Stickstoffs vermittelt.

Die mikroskopische Untersuchung der Bakterienkrankheiten zeigt die Bakterien in einigen Fällen ausschließlich in den Interzellularräumen (Fig. 62), in anderen Fällen auch im Innern der Zellen oder auch ausschließlich in diesen. Der mikroskopische Nachweis der Bakterien, der namentlich in dem Falle, daß dieselben vom Protoplasma eingeschlossen werden, oft mit Schwierigkeiten verknüpft ist, beweist aber allein noch nicht, daß sie die Krankheitsursache sind. Es bedarf des Beweises durch den mit der Reinkultur ausgeführten Infektionsversuch. Reinkulturen von Bakterien werden am bequemsten mittels des Kochschen Plattenverfahrens angelegt, welches gestattet die Keime so zu vereinzeln, daß sie getrennt zur Entwickelung kommen. Da bei derartigen Versuchen in der Regel eine größere Zahl von Bakterien isoliert wird, so muß dann durch Infektionsversuche mit den einzelnen Stämmen entschieden werden, ob einer der Organismen und welcher als Parasit anzusehen ist. Mitunter, wie bei der *„Crown-gall“*, macht die Isolierung Schwierigkeiten, weil die in spärlicher Zahl im Protoplasma eingeschlossenen Bakterien durch die Wirkung



Fig. 63.
Bakterienkrebs (*Crown-gall*) an *Chrysanthemum frutescens*. *xx* Impfstelle und primärer Tumor. *b*, *c*, *d* sekundäre Tumoren.
(Nach Erwin F. Smith, Bull. 255. U. S. Dep. Agr.)

des letzteren in einen abnormen, wenig lebenstätigen Zustand versetzt sind (Involutionsformen), wie sie ähnlich auch die Bakteroiden der Wurzelknöllchen aufweisen. Ist dieser Zustand überwunden, so wachsen sie ebenso leicht wie andere Bakterien.

Auf weitere Einzelheiten der Methodik der Bakterienforschung kann hier nicht eingegangen werden (204).

Parasitische Algen.

Eine Anzahl Algen dringt in die Gewebe höherer Pflanzen, zum Teil auch anderer Algen ein und lebt dort in den Interzellularräumen oder in einigen Fällen innerhalb der Membranen (*Chlorochytrium Lemnae* in Wasserlinsen, Nostocaceen in *Anthoceros, Azolla, Cycas* und *Gunnera, Entoderma Wittrockii* in *Ectocarpus*-Membranen usw. Da die Algen selbst assimilieren, dürften sie vielfach nur „Raumparasiten" sein und ihren Wirten nur Wasser mit Salzen entziehen. Immerhin ist es nicht ausgeschlossen, daß sie von der Gelegenheit, fertige organische Substanz zu erhalten, Gebrauch machen, besonders wenn sie, wie *Nostoc* in *Gunnera,* so verborgen leben, daß sie kaum vom Lichte getroffen werden. *Mycoidea parasitica* auf *Thea, Citrus* oder *Rhododendron, Cephaleuros virescens* auf *Thea* und *Phyllosiphon Arisari* auf *Arisarum vulgare* können aber vielleicht als Schädlinge aufgefaßt werden, da sie gewisse Veränderungen der Blatt- und Zweiggewebe hervorrufen oder, wie *Cephaleuros,* die Zweige sogar töten. Da sie eine größere pathologische Bedeutung nicht haben, mag dieser Hinweis genügen (205).

Parasitische Phanerogamen.

Die Parasiten unter den höheren Pflanzen können in grüne und nicht grüne eingeteilt werden. Die grünen Parasiten zeigen Gliederung in Stengel und Blätter und können vermöge ihres Chlorophyllgehaltes selbständig assimilieren. Ihr Parasitismus beschränkt sich daher anscheinend darauf, daß sie der Nährpflanze Wasser mit den darin gelösten Nährsalzen einschließlich des Stickstoffs entziehen. Man nennt sie grüne Halbschmarotzer (206). Die im Erdboden wachsenden (*Thesium* und die Rhinanthaceen) unterscheiden sich äußerlich in keiner Weise von gewöhnlichen

grünen Pflanzen. Aber ihre Keimlinge wachsen nur dann weiter, wenn es ihren Wurzeln gelingt, Wurzeln einer geeigneten Nährpflanze zu begegnen, mit denen sie sich durch Saugorgane, Haustorien, verbinden können. Andere, wie die Mistel (*Viscum*) und andere Loranthaceen, siedeln sich auf den oberirdischen Teilen von Bäumen an, in deren Gewebe sie ihre Saugorgane einsenken (207).

Die chlorophyllfreien Parasiten sind hinsichtlich ihrer Ernährung ganz auf ihre Nährpflanzen angewiesen. Ihre Vegetationsorgane sind stark reduziert. *Cuscuta* bildet einen blattlosen windenden Stengel, *Lathraea* eine mit Schuppenblättern bedeckte unterirdische Achse, *Orobanche* und die tropischen Balanophoreen eine auf der Nährwurzel sitzende Knolle, aus der nur zur Blütezeit mit Schuppen bekleidete Sprosse hervorwachsen. Die Rafflesiaceen bilden einen ganz in die Nährpflanze eingesenkten formlosen Thallus, an dem fast ohne Stiel die nach außen hervorbrechenden Blüten entstehen (208).

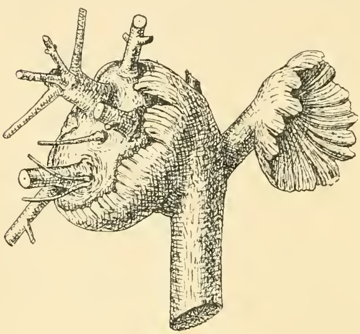


Fig. 64.
Loranthus Sadebeckii auf *Citrus medica*, von Sansibar. Links der Schmarotzer mit abgeschnittenen Zweigen, vom Wirte umwallt. Rechts die Umwallung (Holzrose) nach Auslösung des Schmarotzers.
(Original.)

Die pathologischen Wirkungen dieser Schmarotzer bestehen erstens in der Auszehrung durch die Nahrungsentnahme, und zweitens in den durch die Saugorgane bewirkten morphologischen und anatomischen Veränderungen. Die Auszehrung schwankt je nach der Art der Parasiten und der Größe des Befalls zwischen kaum merklicher Schwächung (z. B. ein einzelnes *Viscum* an einem kräftigen Baume) und fast völligem Hinsiechen (*Cuscuta* auf Klee, Flachs usw.). Die Wirkungen der Haustorien sind ziemlich mannigfaltig. In den einfachsten Fällen dringt nur ein Gewebestrang des Parasiten bis an die Siebröhren und Gefäße des Wirts vor und legt sich denselben an. In verwickelteren Fällen kommt es zu einer so innigen Mischung und Durchdringung, daß die

beiderseitigen Elemente nicht auseinander zu kennen sind (*Orobanche,* Balanophoreen). Die sich verzweigenden Senker der Mistel werden durch die Tätigkeit des Kambiums umwachsen, so daß sie ein verwickeltes System von Fremdkörpern im Gewebe des Wirts, besonders im Holze bilden. Sehr auffällige Bildungen, sogenannte Holzrosen, rufen gewisse andere Loranthaceen (*Loranthus, Phoradendron* usw.) hervor (Fig. 64); es sind gallenartige, maserkropfähnliche, strahlig gebaute Wucherungen, die dadurch zustande kommen, daß die Nährpflanze sozusagen bemüht ist, die Saugscheibe des Parasiten und die durch dieselbe gebildete Wunde zu überwallen.

Schädliche Tiere.

Unter den Tieren kommen alle diejenigen als Pflanzenschädlinge inbetracht, die sich direkt von lebenden Pflanzen ernähren, während die Fleischfresser und die in faulenden Stoffen lebenden Tiere nützlich werden, weil erstere der übermäßigen Vermehrung der Pflanzenfresser entgegenwirken, letztere dadurch, daß sie die Reste früheren Lebens in die einfachsten Verbindungen zurückführen helfen, dazu beitragen, sie der Ernährung neuer Pflanzen wieder zugänglich zu machen.

Die größeren Pflanzenfresser, z. B. weidendes Vieh, schälendes Wild, laubfressende Larven, Käfer, Schnecken usw. können durch Zerstörung wichtiger Organe und durch Verwundung großen Schaden anrichten und dadurch unter Umständen noch weitere pathologische Erscheinungen hervorrufen, aber man kann sie nicht eigentlich als pathogene Organismen bezeichnen. Dagegen haben die Wirkungen der ganz kleinen Tiere, die erst bei sehr sorgfältiger und womöglich mikroskopischer Untersuchung gefunden werden, in der Regel den Charakter von Krankheiten, namentlich wenn die Tätigkeit der Tiere eine saugende ist. Ferner gehören die als Gallen bezeichneten Wucherungen, welche kleine Tiere oder deren Larven beherbergen, zu den entschieden pathologischen Bildungen.

Nach dem Gesagten sind in der nachfolgenden Darstellung nur die Würmer und die Gliedertiere, unter ersteren die Nematoden, unter letzteren die Milben und die Insekten, näher zu berücksichtigen.

Nematoden.

Unter den Nematoden enthält die Gruppe der Anguilluliden oder Älchen eine Anzahl schädlicher Schmarotzer, während die meisten bloße Fäulnisbewohner sind. Zu den ersteren gehören die Gattungen *Heterodera*, *Tylenchus* und *Aphelenchus*. Sie sind durch den Besitz eines Mundstachels ausgezeichnet, der den Fäulnisbewohnern fehlt. Ob auch einzelne des Mundstachels entbehrende Formen parasitisch auftreten können, ist zweifelhaft. Mittels des durchbohrten Mundstachels werden die Pflanzensäfte eingesogen, wobei der hinter dem Schlund liegende Saugmagen als Pumpe fungiert.

Die **Wirkung** der Älchen ist daher zunächst eine auszehrende. Wenngleich das einzelne Tierchen klein und sein Bedarf an Nahrung gering ist, so wird doch durch die große Zahl der Tiere die Wirkung so gesteigert, daß es zu einer starken Beeinträchtigung des Gedeihens der Pflanzen kommt. An den von *Heterodera Schachtii* (209) befallenen Rüben wird nicht nur die Ernte vermindert, es kann auch die Rübenbildung ganz unterbleiben, oder es können die Pflanzen im jugendlichen Zustande absterben. In ähnlicher Weise werden bei der von *Tylenchus devastatrix* (= *T. Dipsaci*) erzeugten Stockkrankheit der Getreidearten (210), des Klees, des Buchweizens usw., sowie überhaupt bei allen durch Älchen hervorgebrachten Krankheiten die Pflanzen stark ausgezehrt und dadurch geschädigt. Zu dieser allgemeinen Wirkung kommen mehrere besondere hinzu. In vielen Fällen ist mit der Einwanderung der Älchen eine Abtötung der Gewebe verknüpft; die befallenen Stellen machen sich als glasig durchscheinende, blasse oder auch gebräunte Flecken bemerkbar; in ihnen findet man die Tiere und auch ihre Brut in Menge in den Interzellularräumen. Beispiele sind die durch *Aphelenchus*-Arten (211) verursachten Krankheiten der Begonien „Gloire de Lorraine“ (Fig. 65), des *Asplenium bulbiferum* und anderer Zierpflanzen, *Tylenchus devastatrix* verursacht die berüchtigte Ringelkrankheit der Hyazinthen (212), bei der sich ein Fäulnisprozeß bis in die unteren Teile der Zwiebel hinein fortsetzt. In gewissen Fällen werden morphologische Veränderungen an den befallenen Pflanzen hervorgebracht. Die in die Wurzeln zahlreicher Pflanzen eindringenden Wurzelälchen (*Heterodera radicicola*) erzeugen kleine gallenartige Anschwellungen, aus denen die nächste Larvengene-

ration später auswandert (213). Eine eigentümliche Veränderung der Erdbeerpflanzen, die sich besonders an den Knospen und Blüten zeigt und anscheinend oft zum Absterben der ganzen Pflanzen führt, ist als „Blumenkohlkrankheit der Erdbeeren" beschrieben worden (214). In den veränderten Geweben sind Älchen aus der Gattung *Aphelenchus* gefunden worden. Verfasser beobachtete dieselbe Krankheit, fand aber die Älchen nicht im Gewebe, sondern äußerlich zwischen den jungen Blütenanlagen auf dem Blütenboden und auch zwischen den jungen Laubblattanlagen. Es sind daher über diesen Gegenstand noch genauere Untersuchungen erforderlich. Auch die Erscheinung der Gicht- oder Radenkörner des Weizens, bei der die Körner verschrumpft sind und im Innern aus zahllosen Älchenlarven (*Tylenchus scandens* = *Tritici*) bestehen, die beim Aussäen der Körner zum Leben erwachen, ist hier anzureihen (215).

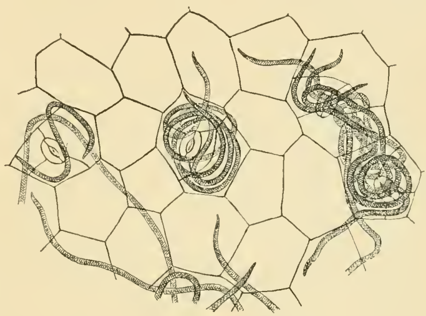


Fig. 65.
Älchen im Blatt einer kranken *Begonia*, besonders in den Atemhöhlen der Spaltöffnungen. Die Epidermis darüber gezeichnet.
(Original.)

Die **Infektion** der Pflanzen mit den Älchen dürfte im allgemeinen vom Erdboden ausgehen, in den die Tierchen nach dem Faulen der befallenen Organe hineingelangen. Für die in den unterirdischen Teilen (Wurzeln, Rüben) lebenden Tiere ist eine andere Art überhaupt nicht denkbar. Boden, in welchem älchenkranke Rüben gewachsen sind, kann so von Älchen durchseucht werden, daß es zuletzt nicht mehr möglich ist, Rüben auf demselben zu bauen. Zur Beseitigung dieses Zustandes, den man als Rübenmüdigkeit bezeichnet, wendet man außer Fruchtwechsel das Verfahren der Fangpflanzen an. Man bestellt den Acker mit Pflanzen, in die die jungen Tierchen leicht einwandern, und tötet diese dann durch rechtzeitiges Unterpflügen (216). Früher ist angenommen worden, daß auch die Erkrankung der

oberirdischen Teile dadurch zustande komme, daß die Älchen von der Wurzel aus eindringen und im Stengel emporsteigen. Neuere Untersuchungen scheinen aber zu zeigen, daß die oberirdischen Teile, z. B. die Blätter der Begonien, auch von außen her infiziert werden können (217). Die Tierchen, die übrigens auch Austrocknen vertragen, oder ihre Keime gelangen also wohl von benachbarten kranken Pflanzen oder vom Erdboden aus mit Staub oder mit spritzendem Gieß- oder Regenwasser auf die Blätter, oder sie kriechen vielleicht bei feuchtem Wetter auch äußerlich an den Pflanzen umher und dringen durch die Spaltöffnungen ein. Jedenfalls spricht dafür der Umstand, daß die Blattflecken völlig isoliert und ohne bestimmte Beziehung zu den Blattstielen und Adern auftreten.

Milben (Acariden).

Eine Anzahl winziger Milben mit saugenden Mundteilen (218), von denen die sog. rote Spinne, *Tetranychus telarius,* die bekannteste ist, ruft Blattdürren hervor, die in einigen Fällen auch besondere Namen führen, wie Kupferbrand, maladie rouge, fälschlich auch roter Brenner usw. Der Stich des einzelnen Tieres ist kaum merklich und schädlich. Indem aber zahlreiche Tiere ihre Wirkung vereinigen, werden die Blätter dicht mit bleichen oder gelblichen Flecken übersät. Schließlich können sie unter vollständiger Vergilbung und Bräunung verdorren und abfallen. Die Bälge der gehäuteten Tiere und die Eier derselben sitzen als eine weiße mehlartige Masse an der Unterseite der Blätter. Man findet diese Milben an zahlreichen kultivierten Pflanzen, z. B. Bohnen, Erbsen, Gurken, Kürbis usw., an Bäumen, wie Weiden, Linden, Obstbäumen, auch Unkräuter werden nicht verschont Selbst weitergehende Veränderungen, z. B. Holzkröpfe an Weiden, hat man mit ihnen in Verbindung gebracht (219). Bemerkenswert ist die starke Vermehrung der Tiere bei trockener Witterung und die zugleich eintretende Steigerung der Schädigung; es wird dann die auszehrende Wirkung der saugenden Tierchen durch die ausdörrende der trockenen Luft unterstützt.

Andere Milben, Angehörige der Gattungen *Rhizoglyphus* und *Tyroglyphus,* zernagen Blumenzwiebeln oder Knollen von Kartoffeln, Dahlien, Möhren (220). Sehr schädlich können sie in Champignon-

kulturen auftreten, wo sie das Aufkommen der jungen Pilze völlig hindern (221).

Von den gallenerzeugenden Milben wird weiter unten die Rede sein.

Insekten.

Von Insekten mit **beißenden Mundteilen** haben wir besonders diejenigen zu erwähnen, die so klein sind, daß sie sich der oberflächlichen Untersuchung entziehen, oder die so verborgen in der Pflanze leben, daß man nur den krankhaften Zustand, nicht aber gleichzeitig den Urheber sieht. An erster Stelle wären die minierenden Larven (222) von Zweiflüglern und Schmetterlingen zu nennen. Sie fressen das Mesophyll zwischen den beiderseitigen Epidermen der Blätter aus und bringen dadurch Gänge oder Flecken auf den Blättern hervor, die mit den Wirkungen blattfleckenerzeugender Pilze eine gewisse Ähnlichkeit haben. Anzuschließen wären diejenigen zum Teil auch größeren Larven, die in Stengeln und Knollen ihre Gänge graben und dadurch die darüber befindlichen Triebe schwächen oder töten, z. B. Fritfliege (223), Halmfliege und viele andere, ferner die in den Früchten der Obstbäume lebenden Larven, endlich eventuell auch die Larven der Borkenkäfer. Auch die Pilzmücken *(Sciara)*, welche die jungen Champignons in den Kulturen vernichten, seien erwähnt. Eine scharfe Grenze zwischen den hier genannten und den durch Fraß die Vegetation vertilgenden Tieren läßt sich nicht ziehen; es mag noch auf die winzig kleinen niederen Formen, wie die Springschwänze (Collembolen), die durch Benagen im Boden befindlicher Pflanzenteile oft großen Schaden tun sollen und auch Eintrittspforten für andere Schädlinge schaffen, hingewiesen werden (224).

Unter den Insekten mit **saugenden Mundteilen** kommen in erster Linie die Rhynchoten, namentlich die Blattläuse, Schildläuse und Wanzen, inbetracht, außerdem einzelne Vertreter anderer Ordnungen.

Die Blattläuse (Aphiden) suchen mit Vorliebe die jüngsten Pflanzenteile auf. Sie durchbohren die Epidermis und senken ihren Saugrüssel zwischen den Zellen in die Gewebe ein, unter Umständen bis an die Siebröhren der Gefäßbündel, und saugen die Säfte aus (225). Im Stichkanal bleiben hyphenähnliche Reste einer gallertigen Scheide, mit der sich der Rüssel umgibt, mit-

unter nachweisbar; die Zellen in seiner Umgebung können sich vergrößern und auf diese Weise Flecken entstehen, die sowohl durch diese anatomische Veränderung wie durch ihre gelbliche Farbe bemerkbar werden (Stigmonose, Fig. 66). Oft kommen Hemmungen in der Ausbildung und Verkrümmungen der Organe zustande, die einen Übergang bilden zu den Gallen, bei denen in einigen Fällen auch Blattläuse beteiligt sind. Der Schaden, den die Blattläuse anrichten, kann sehr erheblich werden; an Futterbohnen *(Vicia Faba)* können sie die Ernte ganzer Felder vernichten. Von den Säften, welche die Blattläuse aufnehmen, werden die zuckerartigen Bestandteile in Gestalt eines klebrigen Saftes teilweise von ihnen wieder abgeschieden. Die zuckerhaltigen Tröpfchen bedecken als Honigtau die Blätter der befallenen Pflanzen und die darunter befindlichen Gegenstände (z. B. selbst die Pflastersteine unter Straßenbäumen). Der Honigtau gibt eine Anschauung von der Menge der Säfte, die den Pflanzen entzogen wird, und kann insofern von weiterer Bedeutung werden, als er der Ansiedelung der Rußtau-artigen Pilze Vorschub leistet. Übrigens vertritt Bonnier die Ansicht, daß Honigtau auch ohne Insekten auftreten könne (226).

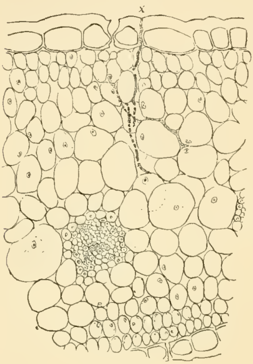


Fig. 66.
Querschnitt durch ein Nelkenblatt, das bei *x* vor einigen Tagen durch eine Blattlaus angestochen wurde. Die von *x* ausgehenden Reste der Scheide zeigen die Richtung des Stichs. Die Zellen in der Umgebung des Stichs beginnen sich stark zu vergrößern.
(Nach Woods, Bull. 19, 1900. U. S. Dep.)

Etwas anders verhalten sich die Schildläuse (Cocciden). Sie sind nur in der Jugend beweglich; später sitzen sie fest. Jede Laus erzeugt nur einen Blattfleck. Da sie sich aber auch stark vermehren und die befallenen Organe massenhaft bedecken, können sie nicht weniger schädlich werden als die Blattläuse (227).

Sowohl Aphiden wie Cocciden greifen nicht allein die Blätter an, sondern in einigen Fällen auch Wurzeln (228), wie die Reblaus *(Phylloxera vastatrix)*, und sehr häufig die Rinde von Holzgewächsen. Hier wirken sie in manchen Fällen nur aus-

saugend und schwächend (viele Schildläuse), in andern rufen sie Krebsbildungen an den Zweigen hervor. Das letztere gilt von der Buchenbaumlaus *(Lachnus exsiccator)* und namentlich von der Blutlaus *(Schizoneura lanigera = Myzoxylus laniger)*. Die Tiere dringen an jungen Zweigen oder an den Überwallungswülsten von Wunden älterer Zweige mit ihrem Saugrüssel bis in das Kambium vor. Durch abnorm gesteigerte Tätigkeit des letzteren entstehen anstatt des Holzes reichliche Mengen eines dünnwandigen, saftigen, schwach verholzten Gewebes, während Bast und Rinde kaum verändert werden. Das abnorme Gewebe ist wenig widerstandsfähig und geht durch Trockenheit oder Frost leicht zugrunde. Die neu entstehenden Überwallungswülste werden abermals von den Tieren befallen, schwellen wieder unregelmäßig an, und so entstehen weiter fressende Krebsstellen, an deren toten Teilen später aus andern Ursachen Wundfäule eintreten kann (229).

Unter den Wanzen mögen die *Lygus*-Arten, die unter dem Namen grüne Fliegen den Gärtnern wohlbekannt sind, erwähnt werden. Sie stechen die jugendlichen Organe, besonders die Blätter an und saugen den Saft. Wenn diese dann erwachsen sind, zeigt sich an jeder Stichstelle ein trockener brauner Fleck oder ein von gebräunten Rändern umgebenes Loch. Blätter von *Dahlia*, *Pelargonium*, *Fuchsia* usw. kommen oft vollständig durchlöchert zum Vorschein. Da die rasch beweglichen Tiere längst fort sind, wenn der Schaden sichtbar wird, und sich überhaupt der Beobachtung zu entziehen wissen, macht die Erscheinung den Eindruck einer Krankheit (230).

Vereinzelte Vertreter anderer Insektenordnungen reihen sich hier noch an. Die Blasenfüße oder Physopoden, gewöhnlich einfach als *Thrips* bezeichnet, mögen besonders genannt sein. Am bekanntesten sind die Schädigungen an Getreidepflanzen, die *Thrips cerealium*, die in den obersten Blattscheiden verborgen lebt, durch Aussaugen der Säfte hervorbringt, Weißfleckigkeit der Blätter und der Spelzen, sowie teilweise oder völlige Taubheit der Ähren oder Rispen (231).

Tier-Gallen.

Gallen sind Bildungsabweichungen, die durch fremde Organismen hervorgebracht werden und der Entwickelung derselben Vorschub leisten (232). Der betroffenen Pflanze wird dabei selbst-

verständlich ein größerer oder geringerer Schaden zugefügt. Die durch Pilze und andere parasitische Pflanzen verursachten gallenartigen Bildungen sind bereits oben im Anschluß an diese besprochen worden. Die durch Tiere, insbesondere Milben und Insekten hervorgebrachten Gallen zeichnen sich durch eine besonders große Mannigfaltigkeit aus. Die verschiedenen Typen der Gallenbildung sind aber nicht für bestimmte Tierabteilungen charakteristisch, sondern es können einander ähnliche Gallen durch verschiedenartige Tiere hervorgebracht werden. Es empfiehlt sich daher, die Gallen nach der Art ihrer Bildung zu betrachten.

Gallen entstehen entweder durch kleine Tiere, die in den Gallen dauernd ihre Wohnung nehmen, oder durch größere Tiere, die durch Ablage ihrer Eier die Gallen hervorrufen, und deren Larven in denselben heranwachsen.

Man ist der Meinung, daß die Gallen in vielen Fällen durch die Wirkung nicht näher bekannter Giftstoffe, welche die Tiere, eventuell mit dem Ei, dem Gewebe einverleiben, zustande kommen. Zur Begründung dieser Ansicht wird die Tatsache angeführt, daß wenigstens kleine Gallen auch dann gebildet werden, wenn man das von dem Insekt abgelegte Ei durch einen Nadelstich zerstört. Dagegen ist es bisher noch nicht gelungen, durch Einbringen des dem Insektenkörper entnommenen Giftes Gallenbildung künstlich hervorzurufen (233). Sicher ist aber, daß manche Gallen erst zustande kommen, wenn die jugendlichen Larven das Gewebe zu reizen beginnen.

Ein Teil der Gallenbildungen entsteht ausschließlich oder wesentlich durch Vergrößerung der beteiligten Zellen, wobei diese allerdings erheblich veränderte Gestalt annehmen oder sozusagen Neubildungen produzieren können. Diese Vergrößerung der Zellen hat man als Hypertrophie bezeichnet (234).

Auf Hypertrophie der Epidermiszellen beruhen die *Erineum*-Bildungen (235). Auf den Blättern verschiedenartiger Pflanzen, besonders von Holzgewächsen, z. B. Weinstock, Linde, Eberesche, Ahorn usw. findet man scharf begrenzte Stellen mit einem dichten, weißlichen oder auch lebhaft gefärbten Filz bedeckt. Dieser besteht aus haarartigen, entweder einfach zylindrischen oder angeschwollenen und mitunter abenteuerlich gestalteten Auswüchsen der Epidermiszellen, entweder aller oder einzelner in gewissen Abständen (Fig. 67). Diese Haarbildungen, die man früher

für Pilze *(Erineum)* hielt, werden durch Milben (Arten von *Phytoptus*, jetzt *Eriophyes* genannt) hervorgebracht, die zwischen denselben Wohnung und Nahrung finden und vermutlich durch ein abgeschiedenes Gift oder Enzym die Hypertrophie anregen. In denjenigen Fällen, wo nur einzelne Zellen zu Haaren auswachsen, die sich dann am Ende verbreitern und zu einer Art Dach zusammenschließen, muß angenommen werden, daß eine Infektion nur dieser einzelnen Zellen stattfindet; ob sich in den übrigen Fällen das Gift von Zelle zu Zelle verbreitet, oder ob alle Zellen einzeln gereizt werden, ist schwer zu sagen. Mitunter verändern sich auch die Zellen des Mesophylls, und es entstehen dann blasenförmige Auftreibungen der Blattfläche, auf deren hohler Seite sich die *Erineum*-Bildung entwickelt.

Seltener sind Gallen, die allein auf Hypertrophie des Grundgewebes, speziell des Mesophylls der Blätter beruhen. Hier wären u. a. die Fenstergallen des Bergahorns und die rotbraune Blasengalle von *Viburnum lantana* zu erwähnen, die beide durch Fliegenlarven veranlaßt werden (236).

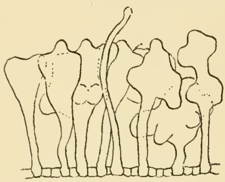


Fig. 67.
Erineum auf *Prunus Padus*. Epidermis mit Haarauswüchsen; in der Mitte ein normales Haar. (Nach Frank, Krankh. d. Pfl.)

Weitaus die meisten Gallen kommen dadurch zustande, daß durch Zellteilungen neue Gewebemassen entstehen. Man bezeichnet diesen Vorgang als Hyperplasie (237). Es kommen aber auch Hypertrophie und Hyperplasie nebeneinander vor, so daß eine scharfe Grenzlinie zwischen den beiden Gruppen von Erscheinungen nicht zu ziehen ist. In allen Fällen, wo Zellteilungen stattfinden, muß ein starker Zustrom von Nährstoffen vor sich gehen. Durch die Zellteilungen entstehen Gewebe, die dem Mutterboden, aus dem sie hervorgegangen sind, nicht gleichen, und zwar können die neuen Gewebe im Vergleich mit dem Mutterboden in ihrer Entwickelung eine Hemmung erfahren, die zu einer Vereinfachung der Struktur führt (Hypoplasie, kataplasmatische Gallen), oder sie stellen einen Fortschritt zu höherer Differenzierung dar (prosoplasmatische Gallen).

Zu den kataplasmatischen Gallen (238) gehören fast alle durch pflanzliche Schmarotzer verursachten Gallen sowie die

bereits erwähnten Älchengallen. Ferner ist eine Reihe auf Gliedertiere zurückzuführender Erscheinungen hier zu nennen. Milben, Zweiflügler (Cecidomyiden) und Rhynchoten (Blattläuse) erzeugen nicht selten Rollungen der Blattränder, wobei die veränderten Teile fleischig werden, die Blattläuse gelegentlich auch blasige Auftreibungen der Blattspreiten. Triebspitzen werden in Gallen verwandelt, indem die einzelnen Blätter der Knospen fleischig anschwellen (239). Es gehören hierher ferner die durch Milben *(Eriophyes Piri)* an Birnblättern erzeugten Pocken (240), die durch Zweiflüglerlarven hervorgerufenen Anschwellungen der Blattbasen und Blüten verschiedener Cruciferen, die man als Ananasgallen (241) bezeichnet, und endlich die Wirkungen einer Reihe von Rhynchoten, z. B. die Wurzelgallen der Reblaus, die krebsartigen Holzwucherungen, welche die Blutlaus hervorbringt (242), und andere. In allen diesen Fällen zeigen die Gewebe der Galle einen gegen den normalen Zustand der Pflanze als vereinfacht zu bezeichnenden Bau. Palisaden- und Schwammparenchym sind nicht unterschieden, Kollenchym und Sklerenchym nicht oder wenig entwickelt, das Holz ist arm an Gefäßen und mehr parenchymatisch ausgebildet usw.

Die meisten der durch Gliedertiere, insbesondere durch Zweiflügler, Halbflügler und namentlich die durch Hautflügler hervorgebrachten Gallen haben den Charakter der prosoplamatischen Gallen (243).

Nach Form und Entwickelung lassen sich vier Gruppen unterscheiden (244):

Die einfachsten Gallen dieser Art entstehen durch Umschlagen und Einrollen des Randes der infizierten Blätter (z. B. *Pemphigus*-Gallen auf *Pistacia*, Fig. 68 *A*). Sie unterscheiden sich von den unter den kataplasmatischen Gallen erwähnten Blattrollungen dadurch, daß sie scharf von dem gesunden Gewebe abgesetzt sind, bei derselben Spezies stets dieselbe Größe haben und mitunter eigenartige Gewebedifferenzierung zeigen.

Die zweite Form sind die Beutelgallen (Fig. 68 *B*). Sie schließen sich an die unter den kataplasmatischen Gallen erwähnten blasenartigen Krümmungen der Blattspreite an und kommen dadurch zustande, daß das Blatt an der gereizten Stelle zu wuchern beginnt, und zwar an der dem Tier gegenüberliegenden Seite stärker. Es entsteht eine sackförmige Ausstülpung von bestimmter

Gestalt und Größe, in deren Innerem die sich entwickelnden Tiere Unterkunft und Nahrung finden. Sie bleibt an dem einen Ende offen, doch kann die Mündung durch Verdickung der Blattmasse oder durch Haare mehr oder weniger eingeengt werden. Beutelgallen dieser Art werden namentlich von Milben *(Eriophyes)* hervorgebracht, außerdem durch Blattläuse (*Schizoneura* und *Tetraneura* auf Ulmen u. a.), seltener durch Zweiflügler (*Oligotrophus bursarius* auf *Glechoma*). Die Formen dieser Gallen sind ziemlich mannigfaltig, schlanke Säckchen, Kugeln, große, oft unregelmäßige Blasen usw.

Eine dritte Gruppe läßt sich als Umwallungsgallen bezeichnen. Das seitlich von dem Ei gelegene Gewebe beginnt zu wuchern und das Ei zu überwachsen (Fig. 68 *C*). Zuletzt liegt das Ei, oder wenn es mehrere sind, jedes von ihnen in einer besonderen Höhle in dem entstandenen Gewebe. Die Ränder des Umwallungswulstes verschmelzen vollständig, oder sie sind dicht aneinander gelegt, mitunter auch durch eine Verzahnung verbunden. Gallen dieser Art können an den Vegetationspunkten, an Stengeln und Stielen, auf Blattspreiten und an Wurzeln entstehen. Sie sind in der Form sehr mannigfaltig, kugelig, walzenförmig, eiförmig, kegelförmig oder flaschenförmig. Als Veranlasser kommen Zweiflügler, Rhynchoten und Hautflügler, besonders Cynipiden (z. B. *Biorrhiza aptera* = *Cynips terminalis*) inbetracht.

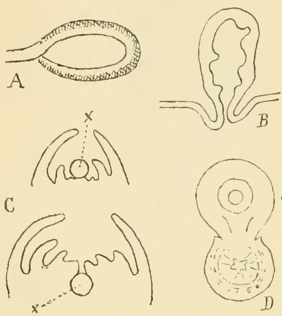


Fig. 68.
A Blattfaltengalle. Das mechanische Gewebe schraffiert. *B* Beutelgalle von *Eriophyes* auf *Fragaria*. *C* Umwallungsgalle an einer Triebspitze. Das Ei (x) in zwei Stadien der Umwallung durch den Vegetationspunkt. *D* Querschnitt durch einen Eichenzweig (p) mit einer freien Markgalle (q) von *Biorrhiza aptera*.
(*A* u. *B* nach Küster, *C* u. *D* nach Beijerinck.)

Einen Übergang zu der voraufgehenden Gruppe bilden beutelförmige Gallen, die mit einem Mündungswulst versehen sind, wie die von *Eriophyes similis*, *Hormomyia (Mikiola) Fagi* u. a.

Eine vierte Gruppe bilden die Markgallen, bei denen sich die Entwickelung des Gallentiers von Anfang an im Innern der gallenbildenden Organe abspielt. Um das Ei oder die Larve herum

entsteht durch vorwiegendes Wachstum in radialer Richtung ein großer Gewebeknoten von kugeliger, eiförmiger oder linsenförmiger Gestalt, der entweder als Auftreibung des befallenen Organs (innere Gallen) oder als selbständiges Anhängsel desselben (äußere Gallen, Fig. 68 *D*) erscheint, ohne daß jenes dadurch im übrigen in seiner Ausgestaltung wesentlich verändert wird. Es kommen einkammerige und mehrkammerige Markgallen vor. Man spricht von umschlossenen Gallen, wenn das Hautgewebe dem Wachstum der inneren Gallengewebe folgt und dieselben dauernd einhüllt, von freien Gallen (Fig. 68 *D*), wenn das Gallengewebe aus dem gesprengten Hautgewebe hervorquillt und sich mit einer eigenen Hautschicht umgibt. Übrigens gibt es keine scharfen Grenzen. Als Gallentiere kommen Zweiflügler und Hautflügler inbetracht. Die Formen sind auch hier sehr mannigfaltig. Beiderseitige Anschwellungen an Weidenblättern bildet *Nematus Vallisnerii* (= *Pontania proxima*), Anschwellungen an Stengeln von *Hieracium Aulacidea Hieracii* (Fig. 69), kugelige Gallen, die Weidenblättern aufsitzen, *Nematus gallarum* (= *Pontania Salicis*), knopfförmige Gallen auf Eichenblättern *Neuroterus lenticularis* und *numismatis* usw.



Fig. 69.
Galle von *Aulacidea Hieracii* an *Hieracium umbellatum*. (Original.)

Die vorstehend beschriebenen Entwickelungstypen lassen sich übrigens teilweise auch unter den kataplasmatischen Gallen auffinden.

Die Oberfläche der Gallen, besonders der Umwallungs- und Markgallen, zeigt mitunter auffällige Auswüchse, die als Höcker, Leisten, Flügel, Hörner usw. entwickelt sind. Besonders bekannt sind durch ihre merkwürdigen Auswüchse die Schlafäpfel oder Bedeguare der Rosen, die *Rhodites Rosae* hervorbringt (245).

Der anatomische Bau der prosoplasmatischen Gallen weist große Mannigfaltigkeit auf (246). Im allgemeinen scheinen nur Gewebe, die noch in der Entwickelung begriffen sind, zur Gallenbildung fähig zu sein. Die Leitbündelgewebe und ihr Kambium sind oft stark dabei beteiligt, wenngleich das Grundgewebe meist

die Hauptmasse bildet. Die Zellteilungen, die zur Entstehung des Zellengewebes führen, finden in einigen Fällen regellos statt; bei den Beutelgallen erfolgen sie meist senkrecht zur Oberfläche des gallentragenden Organs, bei den Markgallen meist parallel dazu. Die Gewebe der Gallen sind im wesentlichen parenchymatischer Natur. Gefäßbündel sind zwar vorhanden, aber in geringer Entwickelung; die Gefäße selbst sind meist sehr englumig oder es treten parenchymähnliche Tracheïden an ihre Stelle. Libriformfasern fehlen ganz. Dem Hautgewebe, das meist als eine Art Epidermis, auch wenn es, wie bei den freien Gallen, nicht aus der Epidermis hervorgeht, entwickelt ist, selten als Kork, schließen sich mitunter eigentümliche Haarbildungen an. Mechanische Elemente, die aus dem Gallengewebe hervorgehen, sind häufig vorhanden. Sie werden entsprechend dem parenchymatischen Charakter der Gallen als Steinzellen, nicht als Sklerenchymfasern, ausgebildet. Eine mehrfach auftretende Form sind Steinzellen mit einseitiger (hufeisenförmiger) Wandverdickung. Die Lage der mechanischen Gewebe ist bald mehr eine zentrale, so daß z. B jede Larvenkammer mit einer Schutzschicht umkleidet ist und sich außen zartwandiges Parenchym befindet, oder eine peripherische, so daß das Sklerenchym unter der Epidermis liegt oder auch diese mit einschließt. Mitunter kommen zwei mechanische Mäntel von verschiedenem Bau in derselben Galle vor. Im Innern der Galle sind Gewebe entwickelt, die der Ernährung der Gallentiere zugute kommen. Man unterscheidet Nährepidermis, die oft besondere Nährhaare entwickelt, und Nährparenchym. Das letztere läßt in hochentwickelten Fällen eine innerste Eiweißschicht und eine mehr nach außen zu gelegene Stärkeschicht unterscheiden. Einige Gallen haben ein ziemlich entwickeltes Assimilationsgewebe; meist aber ist nur spärliches Chlorophyll in den Gallen enthalten, oder es fehlt ganz. Der ziemlich lockere Bau der Gewebe ermöglicht eine genügende Durchlüftung; an der Oberfläche kommen Spaltöffnungen und mitunter auch Lentizellen vor. Bemerkenswert ist der Gerbstoffgehalt vieler Gallen; manche zeichnen sich durch eine durch Anthocyan bewirkte rote Färbung aus.

Die Gesamtheit der Gallen ist neuerdings von Küster (247) in organoide und histioide eingeteilt worden. Organoide Gallen lassen bestimmte Organe des Pflanzenkörpers, z. B. Achsen, Blätter, Blüten, in Größe und Gestalt mehr oder weniger umgewandelt,

erkennen. Abnorme Vergrößerungen, Verbänderungen, Zerschlitzungen von Blättern, Verlaubungen, Sprossungen, Hexenbesen usw. kommen hier inbetracht. Ursachen sind manchmal Pilze, in vielen Fällen aber auch Tiere. Histioide Gallen sind Gewebeschwellungen von oft verwickeltem Bau, die keine Pflanzenorgane, wie Wurzel, Achse, Blatt an sich erkennen lassen; sie erscheinen als Schwellungen oder Anhängsel an den Pflanzenorganen. Zu ihnen gehören besonders die im voraufgehenden als prosoplasmatische Bildungen bezeichneten Gallen. Eine scharfe Einteilung ist übrigens auch nach diesem Prinzip nicht möglich.

Besondere Erwähnung verdient noch der Umstand, daß eine Reihe von Veränderungen, die den unten näher zu behandelnden Bildungsabweichungen entsprechen, wie Verbänderungen, abnorme Blattformen, Sprossungen, Vergrünungen und andere Umwandlungen in der Blütenregion, auch durch die Wirkung fremder Organismen, insbesondere Milben und Insekten, hervorgebracht werden kann. Sie gehören zu den organoiden Gallen.

Enzymatische Krankheiten.

Unter dem Namen enzymatische Krankheiten (248) hat man eine Anzahl Krankheitserscheinungen zusammengefaßt, die sich von Pflanze zu Pflanze übertragen lassen, aber doch nicht auf der Anwesenheit von Parasiten beruhen. Es werden in den kranken Pflanzen gewisse Substanzen gebildet, welche die Krankheit hervorrufen, wenn sie in die Gewebe der sich entwickelnden Organe hineingelangen. Die Natur dieser Stoffe ist nicht genauer bekannt. Es scheint aber, daß sie den Enzymen nahestehen. Da sie sich im Stoffwechsel der kranken Pflanzen gewissermaßen wie lebende Organismen vermehren, hatte Beijerinck (249) für dieselben seinerzeit den Ausdruck *Contagium vivum fluidum* geprägt. Sorauer sieht die Krankheitsursache in Verschiebungen der enzymatischen Funktionen (250). Das mag richtig sein; aber es kann die Verschiebung als solche nicht von Pflanze zu Pflanze übertragen werden, es muß eine Substanz vorhanden sein, welche die Verschiebung hervorruft, und somit ist es wohl am richtigsten, die wirksame Substanz mit Baur (251) unter Vermeidung jeder weiteren Hypothese einstweilen einfach als Virus zu bezeichnen.

Bei einem Teil der hierhergehörigen Erscheinungen läßt sich die Übertragung, soweit die Erfahrungen bis jetzt reichen, nur durch Pfropfung bewirken. Diese Erkrankungsformen treten daher nur in den gärtnerischen Kulturen auf. In der bekannten Gärtnerei von Veitch & Sohn fand sich im Jahre 1868 unter einer aus Westindien bezogenen Kollektion ein Exemplar von *Abutilon striatum*, das sehr schön gelbgefleckte Blätter hatte. Die Pflanze wurde vegetativ vermehrt und als *Abutilon Thompsoni* in den Handel gebracht (Fig. 70). Dabei machte man bald die Erfahrung, daß sich die Buntfleckigkeit durch Pfropfen auf normale Pflanzen, und nicht nur auf *Abutilon*-Arten, sondern auch auf gewisse andere Malvaceen-Gattungen übertragen läßt. Von dem gelbfleckigen Pfropfreis geht die Erscheinung auf die grüne Unterlage über, und ebenso von einer buntblättrigen Unterlage auf das normale grüne Pfropfreis, in beiden Fällen aber nur auf die sich neu entwickelnden Blätter.



Fig. 70.
Blatt von *Abutilon Thompsoni*.
(Original.)

Weitere interessante Versuche führte E. Baur aus, der die Krankheit als infektiöse Chlorose bezeichnet hat. Pfropft man auf ein gelbfleckiges *Abutilon Thompsoni* Reiser des unempfänglichen *A. arboreum* und auf diese wiederum Reiser einer grünen, aber empfänglichen Sorte, z. B. des *A. indicum*, so werden die letzteren gelbfleckig; es muß also gefolgert werden, daß das Virus durch die unempfängliche Pflanze hindurch wandert, ohne hier zerstört zu werden. Sehr bemerkenswert sind ferner die Beobachtungen, daß das Virus nur im Lichte entsteht und sich vermehrt, und daß die Krankheitserscheinung und der Grad ihres Auftretens in einem Abhängigkeitsverhältnis zu der Menge des vorhandenen Virus stehen. Läßt man gelbfleckige Pflanzen im

Dunkeln etiolieren und dann am Lichte wieder ergrünen, so tritt die Erscheinung nur in sehr geringem Grade auf. Erst allmählich werden die neu entstehenden Blätter wieder stärker fleckig. Entfernt man aber die fleckigen Blätter, so werden die neu auftretenden Blätter nach und nach rein grün, und die Erscheinung ist dauernd verschwunden. Samen buntblättriger Pflanzen ergeben rein grüne Pflanzen, anscheinend weil das Virus nicht in genügender Menge in den Samen enthalten ist. Durch Ringelungsversuche wurde gezeigt, daß die Leitung des Virus nicht im Holze stattfindet, also nicht mit dem Transpirationsstrom, sondern vielmehr in den leitenden Elementen der Rinde; die Ringelungsstelle wurde bisher in keinem Falle von der Krankheit überschritten.

Krankheitserscheinungen von ähnlichem Charakter wurden an Formen von *Ligustrum vulgare, Cytisus Laburnum, Fraxinus-, Sorbus-* und *Ptelea*-Arten beobachtet (252). Vielleicht sind auch die beiden in Nordamerika schädlich auftretenden Krankheiten des Pfirsichs, die als Yellows (Gelbsucht) und Rosette bezeichnet werden, verwandter Natur, da sie sich durch Okulieren übertragen lassen (253).

Eine andere Gruppe bilden die sogenannten Mosaikkrankheiten des Tabaks und der Tomaten, die sich durch Einimpfen des Saftes der kranken Pflanzen in gesunde hervorrufen lassen (254). Bedingung ist dabei, daß der Saft genügend nahe dem wachsenden Vegetationspunkte eingespritzt wird. Der Saft verträgt ein längeres Erhitzen auf 50—60 ° C, ohne die infizierenden Eigenschaften zu verlieren. Der Krankheitsstoff des Tabaks bleibt wirksam, wenn er mit Alkohol ausgefüllt und dann wieder in Wasser gelöst wird; die Tomate wird auch durch ein Extrakt aus getrockneten kranken Pflanzen infiziert. Es ist daher wenig wahrscheinlich, daß die Krankheitsursache ein lebender Organismus ist. Dennoch hält Iwanowski an dieser Ansicht fest, obgleich es ihm nicht gelang, die vermeintlichen Mikroben zu isolieren. A. F. Woods hält das Virus für ein Enzym aus der Gruppe der Oxydasen. J. Westerdijk stellt fest, daß das Virus der Tomatenkrankheit von dem der Tabakkrankheit verschieden sei. Äußerliches Aufbringen des Krankheitsstoffs auf gesunde Pflanzen genügt nicht zur Hervorrufung der Krankheit. Dagegen soll die Tabakkrankheit durch die Arbeiter übertragen werden, welche die Pflanzen ausgeizen; Berührung der Wundstellen mit Fingern, an denen der Saft kranker

Pflanzen haftet, scheint zur Übertragung zu genügen. Auch vom Boden aus, in dem sich Reste kranker Pflanzen befinden, soll die Krankheit eindringen können, wenn die Wurzeln verletzt werden. Es ist behauptet worden, daß man die Mosaikkrankheit des Tabaks durch Zurückschneiden der Pflanzen auch künstlich hervorrufen könne; doch ist dabei vielleicht nicht genügend auf die leicht an den Wundstellen eintretende Infektion geachtet worden. Die Symptome beider Krankheiten bestehen in einer Gelbfleckigkeit, die in Verbindung mit einer schwächeren Entwickelung des Mesophylls auftritt. Weitere Erscheinungen sind Verkümmerungen, Verkrümmungen und andere Verunstaltungen der Blätter.

Bildungsabweichungen.

Mit dem Ausdruck Bildungsabweichung kann man im weitesten Sinne jede Ausbildung einer Pflanze oder eines ihrer Organe bezeichnen, die nach Größe oder Gestalt in irgendeiner Weise von dem gewöhnlichen, als normal geltenden Typus abweicht (255). Manche dieser Erscheinungen werden durch ganz bestimmte Einflüsse der umgebenden anorganischen Natur oder durch gewisse Lebewesen hervorgebracht und haben in ausgeprägter Weise den Charakter des Krankhaften; ein Teil derselben ist im voraufgehenden im Anschluß an die Ursachen erwähnt worden. Bei anderen ist jedoch eine direkte äußere Ursache bisher nicht gefunden worden, wahrscheinlich auch nicht vorhanden. Sie beruhen auf inneren Anlagen, die man sich etwa vorzustellen hat wie die ihrem Wesen nach auch unbekannten Anlagen im Protoplasma, durch die aus einer gegebenen Eizelle ein ganz bestimmter Organismus hervorgeht. Dies wird dadurch bewiesen, daß manche dieser Erscheinungen erblich sind, und daß man durch Auslese Rassen gewinnen kann, bei denen die Abweichung als mehr oder weniger konstantes erbliches Merkmal auftritt. Diese Bildungsabweichungen reihen sich den Erscheinungen der Variabilität an, und manche der an ihnen gewonnenen Erfahrungen sind für die Theorien von der Entstehung der Arten verwertet worden (256). Dennoch müssen sie als mehr oder weniger pathologisch angesehen werden, da sie in der Regel Verunstaltungen sind und oft mangelhafte Fruchtbarkeit zur Folge haben.

Daß in manchen Fällen durch parasitische Einflüsse ganz ähnliche Bildungsabweichungen entstehen können wie die rein aus inneren Anlagen entstehenden, wurde oben bereits erwähnt. Offenbar kann eine vorhandene Anlage zu gewissen Bildungsabweichungen auf verschiedenartigem Wege aktiv gemacht werden; dies zeigen am besten die Jugendformen an Koniferen, die nach verschiedenartigen Reizen, z. B. Frost, Verwundung, Befall durch Pilze oder durch Tiere, auch an älteren Pflanzen auftreten können (257).

Sicher wirken Ernährungsverhältnisse auf die Aktivierung der Anlagen ein. Wenn die Ansicht ausgesprochen worden ist, daß die Bildungsabweichungen Folgen zu reichlicher Ernährung seien, so ist das insofern falsch, als es nicht möglich ist, an Pflanzen, die nicht die erforderliche Anlage in sich enthalten, durch reichliche Ernährung eine Bildungsabweichung hervorzurufen. Hat man aber eine Rasse mit erblicher Anlage vor sich, so wird vielfach erfahrungsgemäß die Entwickelung der Bildungsabweichung durch gute Ernährung gefördert, während sie an schlecht genährten Pflanzen unterdrückt wird. Dies hat z. B. de Vries bei Versuchen mit Zwangsdrehungen erfahren (258).

Mitunter treten in Verbindung mit der Hauptabweichung anderartige kleinere Abweichungen gleichzeitig auf, z. B. Blattspaltungen und Becherbildung an Zwangsdrehungen von *Dipsacus* (259), Becher an verbänderter *Oenothera* (260). Man gewinnt den Eindruck, daß die gesamte innere Konstitution derartiger abweichend gebildeter Pflanzen gewissermaßen erschüttert ist.

Verbänderung (Fasciation) nennt man eine Verunstaltung der Stengel, bei der diese in einer Richtung ihres Querschnitts abnorm verbreitert sind, so daß sie eine bandförmig abgeplattete Gestalt bekommen. Blätter sitzen auch an den flachen Seiten und sind entsprechend vermehrt. Am Scheitel findet sich eine Reihe von Knospen, eine einzige in die Breite gezogene Knospe oder auch eine verbreiterte Blüte. Durch ungleichseitiges Wachstum kommen bischofsstabartige Krümmungen der Verbänderungen vor. Oft ist Verbänderung die Folge einer erblichen Anlage; dann kann man durch Auslese verbänderte Rassen erhalten (*Chrysanthemum Leucanthemum* [261], *Celosia cristata*).

Zwangsdrehungen (Torsionen) sind spiralige Drehungen der Stengel um ihre Achse, oft verbunden mit tonnenförmigem

Aufschwellen (Fig. 71). Sie kommen bei Pflanzen mit gegenständigen oder quirlständigen Blättern vor, z. B. *Dipsacus, Galium, Equisetum, Hippuris* u. a. Die nächste Ursache ist eine Veränderung des Vegetationspunkts, an dem die Seitenorgane statt in dekussierter oder quirliger in spiraliger Anordnung entstehen (262). Dabei sind die aufeinander folgenden Glieder in ähnlicher Weise verwachsen, wie die zu einem Kreise gehörigen an den normalen Stengeln, nur daß durch diese Verwachsung eine Spirale

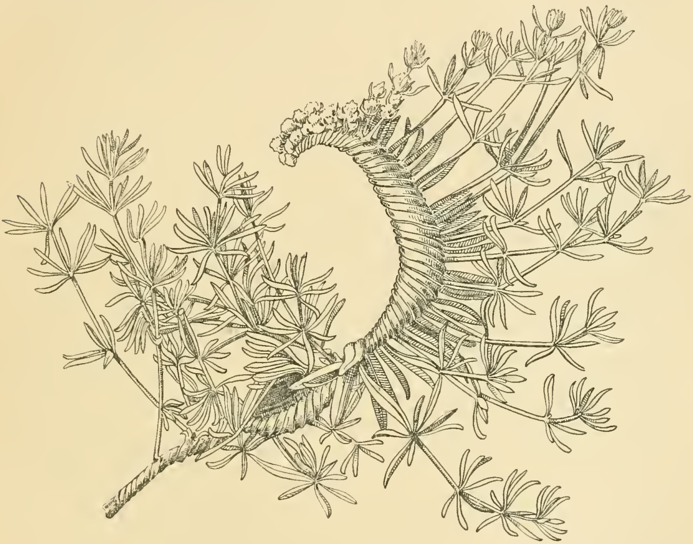


Fig. 71.
Zwangsdrehung an *Galium Mollugo*. Die Seitenzweige sind normal.
(Nach Klebahn, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. VI.)

oder Schraube entsteht. Wenn die Streckung des Stengels einsetzt, hemmt diese Verwachsung das Auseinanderrücken der Teile. Die Folge ist eine spiralige Krümmung sämtlicher Seitenlinien des Stengels, während die Spirale der Seitenorgane mehr und mehr gestreckt wird. In extremen Fällen stehen sämtliche Blätter und Seitenzweige in einer seitlichen Linie an dem tonnenförmig aufgeschwollenen Stengel, dessen morphologische Seitenlinien quer

herum verlaufen. de Vries hat erbliche Rassen von Zwangsdrehungen gezogen, die auch dann, wenn die Samen von einem nicht gedrehten Individuum stammten, einen bestimmten Prozentsatz gedrehter Exemplare ergab.

Als Pleophyllie bezeichnet man das Auftreten zweier oder mehrerer Blätter oder Blättchen an Stelle eines einzigen. Das bekannteste Beispiel ist der vierblättrige Klee. Diese Erscheinung, im allgemeinen nicht allzuhäufig, kann auch als Merkmal einer erblichen Rasse auftreten, und dann gelingt es, Pflanzen zu erziehen, an denen die Mehrzahl der Blätter vier- und fünfzählig, manche sogar sechs- und siebenzählig sind (263). Gewissermaßen die entgegengesetzte Erscheinung ist die Einblättrigkeit, das Auftreten eines einzigen Blättchens statt mehrerer an Pflanzen mit geteilten Blättern (*Fragaria vesca monophylla*). Das Auftreten dreigliederiger Quirle bei Pflanzen mit gegenständigen Blättern und das Auftreten von drei Keimblättern bei Dicotylen hat man als Polyphyllie bezeichnet. Diese Erscheinungen können eigentlich nur als Äußerungen der Variabilität angesehen werden und haben keinen krankhaften Charakter. Dasselbe gilt auch für die Zerschlitzung der Blätter (*folia laciniata*), die bei einer Reihe von Pflanzen, besonders Bäumen und Sträuchern beliebte Zierformen hervorbringt. Die schon erwähnten Becher (Ascidien) sind tütenförmige Gebilde, die dadurch zustande kommen, daß die rechts und links neben dem Blattstiel liegenden Teile des Blattes untereinander verwachsen.

Zahlreiche Bildungsabweichungen kommen in der Blütenregion vor.

Als vorschreitende Metamorphose bezeichnet man die Umwandlung von Kelchblättern in Kronblätter, von Kronblättern in Staubgefäße, von Staubgefäßen in Fruchtblätter. Eine der merkwürdigsten Erscheinungen ist die Pistillodie beim Mohn (Fig. 72), bei welcher die Staubgefäße zum Teil in kleine Pistille umgewandelt sind, so daß in extremen Fällen die normale Fruchtkapsel von einem geschlossenen Kranze kleiner dünner Kapselchen umgeben ist. Die Erscheinung ist erblich; Samen des pistilloiden oder vielköpfigen Mohns (*Papaver somniferum polycephalum*) sind im Handel zu haben. Aber die Ausbildung dieser Bildungsabweichung unterliegt in hohem Grade den Ernährungseinflüssen; es gibt auch eine empfindliche Periode in der Entwickelung der

Mohnpflanze, innerhalb welcher jede Störung (z. B. Umpflanzen) die Ausbildung der Bildungsabweichung ungünstig beeinflußt (264).

Als rückschreitende Metamorphose bezeichnet man Umwandlungen in entgegengesetzter Richtung.

Häufig ist die Phyllodie oder Verlaubung, in besonderen Fällen auch Vergrünung genannt, eine Umwandlung in laubblattartige Gebilde, die an allen Blütenorganen mit Einschluß der Deckblätter und selbst an den Samenknospen vorkommen kann. Die entstehenden grünen Blätter nehmen mehr oder weniger die charakteristische Beschaffenheit der Laubblätter der betreffenden



Fig. 72.
Mohn mit Pistillodie der Staubgefäße.
(Nach Masters, Vegetable Teratology, und de Vries, Arten und Varietäten.)

Spezies an, nur bleiben sie in der Regel kleiner. Erscheinungen dieser Art werden nicht selten am Klee beobachtet. Eine sehr interessante Verlaubung, die aus den Rhizomen der veränderten Pflanzen wieder entsteht, kommt an den Blüten von *Anemone nemorosa* (265) vor. Wenn sämtliche Blütenteile in grüne Blätter umgewandelt sind, spricht man von Antholyse oder Chloranthie. Interessant sind die weizenährige Nelke (*Dianthus Caryophyllus spicatus*) und die grünen Dahlien (Fig. 73), die an Stelle der Blüten Ansammlungen von Deckblättern bilden. Ein Fall, der als Schädigung einer Kulturpflanze auftritt, ist die Gelte des Hopfens,

die auch als Blindsein, Lupelbildung oder Narrenkopfbildung, bei schwacher Entwickelung als brauscher Hopfen bezeichnet wird (266). Sie besteht darin, daß die Deckblätter der weiblichen Kätzchen, die normalerweise auf die beiden schuppenartigen Nebenblätter reduziert sind, zwischen diesen eine Blattspreite entwickeln. Feuchte Witterung und Stickstoffüberschuß im Boden sollen die Erscheinung fördern.



Fig. 73.
Grüne Dahlie. An Stelle des Blütenstandes eine verlängerte Achse, die nur Deckblätter trägt. Links an der Spitze teilweiser Rückschlag zu bunten Blüten.
(Original.)

Petalodie oder Umwandlung der Staubblätter und mitunter auch der Fruchtblätter in Kronblätter ist eine der Ursachen der Entstehung gefüllter Blüten, die, obgleich eigentlich eine Abnormität, doch das erwünschte Ziel vieler gärtnerischer Kulturen sind. Vollständig gefüllte Blüten sind natürlich unfruchtbar und daher ein schädlicher Zustand; mitunter bleiben die Pistille und ein Teil der Staubblätter unverändert. In manchen Fällen findet gleichzeitig eine Vermehrung der Blumenblätter statt (Nelken, Tulpen), in anderen Fällen tritt nur eine zweite Blumenkrone neben der normalen auf (Primeln). Die Veränderung betrifft entweder die Antheren allein oder in anderen Fällen die Filamente oder zugleich die Antheren. Die Füllungserscheinungen treten als Rassenmerkmal auf und sind in manchen Fällen in gewissem Grade auch erblich konstant (267).

Sepalodie oder Umwandlung in Kelchblätter und Staminodie oder Umwandlung in Staubblätter kommen als rückschreitende Metamorphose verhältnismäßig selten vor. Teilweise hierher, teilweise zur vorschreitenden Metamorphose gehören die Veränderungen, die an Weidenkätzchen und in anderen eingeschlechtigen

Infloreszenzen zu einer Umwandlung des Geschlechts eines Teils der Blüten führen.

Unter Sprossung (proliferatio) versteht man die Erscheinung, daß die Achse einer Blüte oder eines Blütenstands abnorme Sprosse hervorbringt, die entweder terminal sind (Durchwachsung) oder seitlich (Achselsprossung). Es entstehen entweder neue Blüten und Blütenstände, in der Regel kleiner als die normalen, oder Laubtriebe. In manchen Fällen wird dadurch der Habitus der Pflanze so fremdartig, daß sie kaum wiederzuerkennen ist. Es kommt auch vor, daß die entstehenden Sprosse sich ablösen, bewurzeln und zu neuen Pflanzen heranwachsen können (Viviparie); diese Erscheinung ist mit der Bildung der Brutknospen verwandt, die besonders in den Blütenständen mancher *Allium*-Arten sozusagen zu einem normalen Verhalten geworden sind. Auch an Früchten werden gelegentlich Durchwachsungen beobachtet. Als Beispiel seien die sogenannten Rosenkönige genannt, bei denen aus der Mitte einer Blüte eine neue oder seitlich kleinere hervorsprossen. Bei verschiedenen Kompositen wachsen aus dem Blütenkorb gelegentlich an Stielen kleinere Körbchen hervor. Ährenartige Blütenstände, z. B. bei *Plantago*, können zu rispenartigen aussprossen, aus Lärchenzapfen kann ein Laubtrieb hervorwachsen usw. Auch gewisse Füllungserscheinungen beruhen auf Sprossung. Die normale Fruchtbildung wird in fast allen diesen Fällen gestört.

Noch eine Reihe anderartiger Bildungsabweichungen an Blüten ist bemerkenswert.

Pelorien nennt man Übergänge zygomorpher Blüten in die strahlig symmetrische Form. Auch diese Erscheinung tritt vielfach als Rassenmerkmal auf und ist dann erblich (268). Besonders bekannt sind die Pelorien des Leinkrauts (*Linaria vulgaris*, Fig. 74), des Löwenmauls (*Antirrhinum majus*), des Fingerhuts (*Digitalis purpurea*).

Änderungen in der Form der Blumenkrone sind bei Kompositen eine in den gärtnerischen Kulturen häufig auftretende Erscheinung. Röhrenblüten gehen in Zungenblüten über und veranlassen die Entstehung gefüllter Blumen. Auf mannigfaltigen Formumgestaltungen der Krone beruhen die zahlreichen Sorten des *Chrysanthemum indicum*.

Verwachsung der getrennten Kronblätter führt beim Mohn zur Entstehung einer einblättrigen Krone; umgekehrt wird bei

Sympetalen, z. B. *Campanula*, im Gefolge der rückschreitenden Metamorphose gelegentlich eine Aufspaltung in die theoretisch die Krone zusammensetzenden Teile beobachtet.



Fig. 74.
Pelorien von *Linaria vulgaris*. Blüten strahlig symmetrisch mit 5 Spornen. Rechts normale Blüte.
(Nach Klebahn in de Vries, Arten und Varietäten.)

Im Anschluß an die Bildungsabweichungen mag noch die Buntblättrigkeit oder Weißfleckigkeit, auch Albicatio, Variegatio oder Panaschierung genannt, eine Eigentümlichkeit zahlreicher beliebter Gartenformen, kurz erwähnt werden. Es handelt sich um Erscheinungen, die von der infektiösen Chlorose wohl zu unterscheiden sind, weil sie sich nicht durch Pfropfung auf rein grüne Pflanzen übertragen lassen; auch spricht keine Erfahrung für die Annahme, daß sie auf die Existenz bestimmter Giftstoffe oder auf Störungen der Enzymtätigkeit zurückzuführen seien. Man wird sie vielmehr entsprechend vielen Bildungsabweichungen als Äußerungen der Variabilität ansehen müssen; sie scheinen in manchen Fällen mit dem Samen erblich zu sein. In einem gewissen Sinne kann man sie als Krankheiten ansehen; denn unstreitig haben die gefleckten Pflanzen wegen verminderten Chlorophyllgehalts und herabgesetzter Assimilation eine schwächere Konstitution. Dies ist wohl auch der Grund, weshalb sie sich in der Natur nicht halten (269).

Literatur

Im folgenden ist an der Hand der Nummern im Texte eine Auswahl des Wichtigsten aus der Literatur, sowie von Nachweisen für das Mitgeteilte zusammengestellt.

1. Lehr- und Handbücher (nur deutsche): Frank, Die Krankheiten der Pflanzen, 2. Aufl., 2 Bde., Breslau 1895. Sorauer (mit Lindau und Reh), Handbuch der Pflanzenkr., 3. Aufl., 3 Bde., Berlin 1908—1912. Beide mit ausführlichen Literaturnachweisen. — v. Tubeuf, Pflanzenkr., durch kryptog. Paras. verursacht, Berlin 1895. Hartig, Lehrbuch d. Pflanzenkr., 3. Aufl., Berlin 1900*). Abbildungswerk: Kirchner u. Boltshauser, Atlas der Kr. u. Beschäd. uns. landw. Kulturpfl., Stuttgart 1902. — Periodische Publikationen: Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten (seit 1891) [abgekürzt Z. f. Pfl.]. Jahresbericht über die Neuerungen und Leistungen auf dem Gebiete des Pflanzenschutzes (seit 1898). Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde (seit 1887) [Cbl. Bakt.]. Phytopathology, official Organ of the American Phytopathological Society (seit 1911). Mycologia, früher The Journal of Mycology (seit 1885). Arbeiten, Mitteilungen und Flugblätter der K. Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft in Dahlem, vorher Biol. Abteil. am Kais. Gesundh.-Amt (seit 1900) [Arb., Mitt., Flugbl. Biol. Anst. bzw. Biol. Abt.]. Yearbook, Bulletins und Circulars des U. S. Department of Agriculture (seit 1885). Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Land- und Forstwirtschaft (seit 1892) [Nat. Z. L. F., auch Forstl. nat. Z.]. Berichte zahlreicher anderer Versuchsstationen und zerstreute Aufsätze in andern Zeitschriften. Außerdem ist auf die speziellere mykologische und zoologische, spez. entomologische Literatur zu verweisen. **2.** Vgl. die Lehrbücher der Pflanzenphysiologie, z. B. Jost, Vorlesungen, 2. Aufl., 87 ff.; ferner die Lehrb. der Agrikulturchemie und Bodenkunde, z. B. Mayer, Agrikulturchemie Bd. I, außerdem Sorauer 274 ff. **3.** Whitney, Bureau of Soils, Washington, Bull. 30 u. Farmers' Bull. 257. Referat in den Mitteil. der Deutsch. Landwirtsch.-Ges. 1909, S. 340 u. 550. **4.** Zeijlstra, Biolog. Centralbl. XXXI, 1911. **5.** Wilfarth u. Wimmer, Z. f. Pfl. 1903. **6.** v. Raumer u. Kellermann, Landw. Versuchsst. XXV, 1880. Benecke, B. Z. 1903. Döbner-Nobbe, Botanik f. Forstmänner, 4. Aufl. **7.** Stoklasa, Cbl. Bakt. 1898, 687. Sorauer 224. **8.** Sorauer 402. **9.** Döbner-Nobbe, l. c. Möller, Z. f. Forst- und Jagdw. 1904. **10.** Loew u. May, The relation of lime and magnesia to plant growth. U. S. Dep. Agr. Bull. 1, 1901. Ref. Bot. Jahresber. 1901, II, 141.

*) Diese vier Werke sind im folgenden nur mit dem Namen der Verfasser zitiert, die drei Bände von Sorauer als Sorauer, Sorauer-Lindau und Sorauer-Reh. Weitere Abkürzungen: B. Z. = Botan. Zeitung, A. S. N. = Annal. des Sciences naturelles, D. B. G. = Berichte der Deutsch. Botan. Gesellsch., Hartig, Unt. = Untersuchungen aus dem forstbot. Institut München, Brefeld = Br., Untersuch. aus dem Gesamtgebiet der Mykologie.

11. Gris, A. S. N. VII, 1857. Sachs, Exper.-Physiologie 1865, 142. **12.** Ramann, Bodenkunde, 3. Aufl., 100. **13.** Döbner-Nobbe, l. c. 317. Möller, l. c. **14.** Nobbe, Landw. Versuchsstat. 1865 u. 1870. **15.** Prantl, B. Z. 1881. **16** Sorauer 287 ff. **17.** Sorauer 364, 387 ff. **18.** (s. 38). **19.** (s. 70). **20.** (s. 258). **21.** Genaueres in den Lehrb. d. Bodenkunde, z. B. Ramann, 3. Aufl. **22.** Graebner, Handb. der Heidekultur 1904. **23.** Ramann, l. c. 209. **24.** Küster, Patholog. Pflanzenanatomie 1903, 65. **25.** Klebahn, Krankh. des Flieders 1909, 20. **26.** Stahl, B. Z 1873. Klebahn, Die Rindenporen. Jenaische Zeitschr. 1884. Devaux, A. S. N. XII, 1900. **27.** Sorauer 210. **28.** Sorauer 335. **29.** Sorauer 435. Küster, l. c. 83. Vgl. auch v. Schrenk, 16. Report Missouri Bot. Garden 1905 (Intumescenzen durch chemischen Reiz). **30.** Jost, Vorles. 15 ff., 384. **31.** Sorauer 145 ff. **32.** Klebahn, Z. f. Pfl. 1894, 262. Sorauer 281 ff. **33.** Müller-Thurgau, Cbl. Bakt. X, 1903. **34.** Lüstner, Bericht Lehranstalt Geisenheim 1905. **35.** v. Tubeuf, Arb. Biol. Abt. II, 1901, Flugbl. 8, 1901. **36.** Ebermayer, Result. forstl. Versuchsstat. Bayern I, 1873. **37.** Jost, Vorles. 367. Sorauer 646. Frank 154. **38.** Koch, Abnorme Änderungen wachsender Pflanzenteile durch Beschattung 1873, s. Bot. Jahresb. 1873, 283. **39.** Vgl. Sorauer 661 ff., s. auch Tischler, Flora 1911. **40.** Jost, Vorles. 358 ff. **41.** v. Mohl, B. Z. 1848. **42.** Caspary, B. Z. 1854. Prillieux, A. S. N. XII, 1869. Frank I, 178. **43.** Sorauer 553 ff. **44.** Sorauer, Z. f. Pfl. 1902. Noack, das. 1905. Solereder, Cbl. Bakt. 1904. **45.** Caspary, B. Z. 1855 u. 1857. **46.** Hartig, forstl. nat. Z. 1896. Sorauer 568. **47.** Hartig, Unt. I, 135 (vgl. 72). **48.** Sorauer, Pflanzenkr., 2. Aufl., I, 430. **49.** de Bary, Vergl. Anat. 507. Kienitz, Bot. Cbl. XIV, 1883. **50.** Hartig, Unt. I, 141. **51.** Wiesner, D. B. G. XXII, 1904. **52.** Jönsson, Z. f. Pfl. 1892, 358. **53** Appel, D. B. G. XXVII, 1909. **54.** Oliver, Journ. Hortic. Soc. 1893, s. Z. f. Pfl. 1893, 224. **55.** David, Z. f. Pfl. 1897, 143. **56.** Behrens, Z. f. Pfl. 1896, 111. **57.** Sorauer 475. Interessante Beispiele: Klein, Botan. Naturdenkmäler d. Grh. Baden 1904. **58.** Hansen, Flora 1904. Bruck, Bot. Cbl, Beihefte XX (s. auch 34). **59.** Hartig, Lehrb. 236 ff. u. Forstl. nat. Z. 1897 mit interess. Abbild. Stahl, Die Blitzgefährdung der verschied. Baumarten 1912. **60.** Haselhoff u. Lindau, Die Beschädigung der Vegetation durch Rauch, Berlin 1903. Wieler, Untersuchgn. üb. d. Einwirk. schwefeliger Säure auf die Pfl., Berlin 1905 (p. 290). v. Schröder u. Reuß, Die Beschäd. d. Vegetat. durch Rauch, Berlin 1883. Sorauer, Landw. Jahrb. 1904 u 1908. **61.** Sorauer, Z. f. Pfl. 1897. Wehmer, Z. f. Pfl. 1900. **62.** Sorauer 739. **63.** Sorauer 757. Haselhoff u. Gössel, Z. f. Pfl. 1904. **64.** Frank I, 31. **65.** Frank I, 61. **66.** Frank I, 65. **67.** Stoll, B. Z. 1874. **68.** Trécul, A. S. N. XIX, 1853. Simon, Exper. Unters. üb. d. Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe b. Holzgewächsen, Leipzig 1908. **69.** Frank I, 74. Sorauer 773. **70.** Sorauer 380 ff. 849 ff. **71** Ludwig, Cbl. Bakt. 1891. 1894. 1896. Deutsch. Bot. Monatsschr. 1890. Z. f. Pfl. 1899. **72.** Goethe, Mitteil. üb. d. Krebs d. Apfelbäume, Leipzig 1877; Frostschäden d. Obstbäume, Berlin 1883; Üb. d. Krebs d. Obstbäume, Berlin 1904. Hartig, Tagebl. Naturf. Versamml. München 1877, 207; Unt. I, 135 (vgl. 47). **73.** Sorauer 587. 74. (s. 153.) **75.** (s. 156.) **76.** (s. 219.) **77.** Sorauer 592 ff. 78. Frank I, 90. **79.** Prantl in Arbeit. bot. Inst. Würzburg IV. Němec, Stud. üb. Regeneration 1905. Simon, Jahrb. wiss. Bot. XL, 1904. **80.** Vgl. Jost, Vorles. 117 u. 204 ff. **81.** Vgl. Jost 126—127. **82.** Klebs, Beding. d. Fortpflanz. b. einig. Alg. u. Pilz. 1896; Jahrb. wiss. Bot. XXXV, 1900 usw. **83.** de Bary, Morph.

u. Physiol. d. Pilze 1866. Vergleich. Morph. u. Biol. d. Pilze 1884. Systematische Gesamtdarstellungen in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien, und in Rabenhorst, Kryptogamenflora. **84.** Woronin, B. Z. 1868. Schröter, Beitr. z. Biol. 1870. 1875. Rytz, Cbl. Bakt. XVIII, 1907. Bally, Jahrb. wiss. Bot. L, 1911. **85.** de Bary, A. S. N. XX, 1863. Abh. Senckenberg. nat. Ges. 1864. 1881. Eberhardt, Cbl. Bakt. XII, 1904. **86.** de Bary, Abh. Senckenberg. Ges. 1865. Cohn, Nova Acta 1855. Brefeld I. IV. VI usw. **87.** Tulasne, A. S. N. VII, 1847. II, 1854. Kühn, Krankh. d. Kulturgew 1859. de Bary, Untersuch. üb d. Brandpilze 1853. Brefeld V. XI. XII. XIII. **88.** Tulasne, l. c. de Bary, A. S. N. XX, 1863; Monatsber. Akad. Berlin 1865. 1866. Klebahn, Die wirtswechs. Rostpilze 1904. **89.** Hartig, Wichtige Krankh. d. Waldbäume 1874; Zersetzungserschein. d. Holzes 1878; Lehrb. d. Baumkrankh. 1882. Brefeld III. VIII. **90.** Woronin, Verh. nat. Ges. Freiburg 1867. Wakker, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892. **91.** Sadebeck, Jahrb. Hamburg. Wiss. Anstalten I, 1884. VIII, 1890. X, 1892. Giesenhagen, Flora 1895; B. Z. 1901. **92.** Tulasne, Selecta fung. carp. III. Brefeld IX. X. **93.** Tulasne, A. S. N. VI, 1856; Sel. fung. carp. I, 1861. Mohl, B. Z. 1854. de Bary, Beiträge z. Morph. u. Phys. d. Pilze 1870 (s. auch 175). **94.** Tulasne, Sel. fung. carp. II. III. Brefeld X. Frank, Landw. Jahrb. XII (Polystigma). **95.** Gesamtbearb s. in Engler-Prantl u. in Rabenhorst, vgl. 83 (s. ferner 115). **96.** Die nachfolgenden Abschnitte über Pilze als Krankheitserreger sind wesentlich nach eigenen Erfahrungen und Anschauungen bearbeitet. **97.** Vgl. Morgenthaler, Cbl. Bakt. XXVII, 1910. **98.** Falck, Beitr. z. Biol. IX, 1904. **99.** Klebahn, Wirtsw. Rostp. 68. **100.** Vgl. auch Büsgen, B. Z. 1893. Potebnia, Ann. myc. VIII, 1910. **101.** Woronin, Mém. Ac. St. Petersb. 1888. 1895. 1900. Monilia: Aderhold, Gartenflora 1897; Flugbl. 14, Biol. Abt. 1892. Auch eig. Beob. **102.** Tulasne, A. S. N. XX, 1853; Sel. fung. carp. III. Kühn, Mitt. landw. Inst. Halle 1863. Fisch, B. Z. 1882. Frank II, 473 (s. auch 175). **103.** Brefeld, Jahrb. der D. Landw. Ges. XXII. Untersuch. XIII (s. 149). **104.** de Bary, A. S. N. XX, 1863. **105.** v. Tubeuf, Arb. Biol. Abt. II; Nat. Z. F. L. 1905. Klebahn, Z. f. Pfl. 1907. **106.** Jordi, Cbl. Bakt. XIII, 1904. Klebahn, Z. f. Pfl. 1907 u. 1912. **107.** (s. 89.) **108.** Klebahn, Jahrb. Hamburg. Wiss. Anst. XXII u. XXIV. **109.** Lit. üb. perenn. Mycel. bei Uredineen s. Klebahn, Wirtsw. Rostp. 54, s. auch Klebahn, Z. f. Pfl. 1912. **110.** Beispiele Klebahn, Z. f. Pfl. 1910; Jahrb. Hamburg. Wiss. Anst. XXII u. XXIV. **111.** Eriksson, K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. XLVII, 1911 (Malvenrost) und dort zitierte frühere Arb. **112.** de Bary, A. S. N. XX, 1863. Klebahn, Z. f. Pfl. 1904. **113.** de Bary, A. S. N. XX, 1863. M. Ward (s. 125). Evans, Ann. of Bot. XXI, 1907. **114.** Kölpin Ravn, Z. f. Pfl. XI. **115.** Klebahn, Untersuch. üb. einige Fungi imperfecti usw. I u. II Jahrb. f. wiss. Bot. XLI, 1905; III—VII Z. f. Pfl. 1906—1908. Zu Fusicladium: Aderhold, Landw. Jahrb. 1896 u. 1900. **116.** Klebahn, Fung. imp VII (s. 115). **117.** (s. 35.) **118.** Klebahn, Fung. imp. II (s. 115). **119.** Hartig, Unt. I. de Bary, Abh. Senckenberg. Ges. Frankfurt XII, 1881; B. Z. 1881. **120.** de Bary, Die gegenwärt. herrschende Kartoffelkrankheit 1861; Journ. of Bot. 1876. **121.** Klebahn, Krankh. d. Flieders 1909. **122.** (s. 101.) **123.** Busse u. Ulrich, Arb. Biol Anst. VI, 1908. (s. auch 164.) Klebahn, Z. f. Pfl. 1910. **124.** Hesse, Pythium de Baryanum, Halle 1874. de Bary, B. Z. 1881. Atkinson, Bull. 94, Cornell Univ. Agric. Exp. Stat, Ithaca 1895. **125.** Vgl. z. B. die Arbeiten von Eriksson über Mykoplasma (111); Marshall Ward, Phil. Transact. Roy. Soc. London 1903; Zach, Sitzungsber.

Akad. Wien 1910; Němec, Bull. internat. Acad. Bohême XVI, 1911. **126.** (s. 97.) **127.** Cornu, Mém. acad. des sc. XXII, 1873. Weit. Lit. s. Frank II, 71. Sorauer-Lindau 153. **128.** Küster, Pathol. Pflanzenanat., Jena 1903; Die Gallen der Pflanzen, Leipzig 1911. **129.** (s. 85.) **130.** Klebahn, Z. f. Pfl. 1912 (s. auch 106). **131.** (s. 109.) Zu Euphorbia vgl. Tischler, Flora 1911. **132.** Nach eig. Beob. **133.** de Bary, B. Z. 1867. E. Fischer, Z. f. Pfl. 1901. 1902. **134.** Eriksson, Beitr. z. Biol. VIII, 1 u. 2. **135.** (s. 91.) **136.** Giesenhagen, Flora 1892. **137.** Küster, Path. Pflanzenanat. 133. v. Guttenberg, Beiträge z. phys. Anat. d. Pilzgallen 1905; Jahrb. wiss. Bot. 1909. Bally, Jahrb. wiss. Bot. 1911. Tischler, Flora 1911. **138.** (s. 87 u. 103.) **139.** Solms, Ann. jard. Buitenzorg 1886. **140** (s. 93 u. 175.) **141.** (s. 91.) **142.** (s. 115, Aderhold). **143.** (s. 102.) **144.** (s. 101, Woronin). **145.** Sorauer 24 u. später; Z. f. Pfl. 1894, 328. Hartig, Lehrb. 6. **146.** Klebahn, Wirtsw. Rostp. **147.** Klebahn, Z. f. Pfl. 1904. **148.** (s. 97). **149.** Brefeld XIII; s. auch Hecke, Ztschr. f. d. landw. Versuchswesen in Öst. 1909. **150.** Hecke, l. c. **151.** Klebahn, Fungi imperf. (s. 115). **152.** Sorauer, Z. f. Pfl. 1894, 328. **153.** Hartig, Z. f. Forst- u. Jagdw. 1877. Weese, Ztschr. landw. Versuchsw. Österr. 1911, 872, s. auch (72). **154.** Eig. Versuch. mit Fusidium; s. auch Aderhold, Cbl. Bakt. 1903 (vgl. 72). **155.** Mayr, Unters. forstbot. Inst. III, 1882. Klebahn, Gartenflora 1907. Brick, Jahrb. Hamb. Wiss. Anst. X, 1893. Wehmer, Z. f. Pfl. 1894. 1895. Behrens, Z. f. Pfl. 1895. **156.** Hartig, Unt. I u. II; Lehrb. d. Baumkrankh., 2. Aufl. Willkomm, Die mikr. Feinde d. Waldes II. Sorauer, Pflanzenkr., 2. Aufl., II, 305. **157.** (s. 89.) **158.** S. bes. Hartig, Zersetzungserscheinungen usw. (vgl. 89). Hartig, Der echte Hausschwamm, 2. Aufl., 1902. **159.** Sorauer, Z. f. Pfl. 1894, 328. **160.** Frank 290ff. Janczewski, Bull. Akad. Krakau 1894, s. Z. f. Pfl. 1894. **161.** Klebahn, Krankh. d. Flieders. **162.** Von W. T. Dowson 1912 bei mir ausgeführte Untersuchungen (s. Mycol. Cbl.). **163.** Sorauer-Lindau 240. **164.** Peters, Arb. Biol. Anst. VIII, 1911. **165.** (s. 108, XXIV). **166.** Klebahn, Fung. imp. II, IV, VI (s. 115). **167.** Moisescu, Z. f. Pfl. 1905. **168.** Aderhold, Arb. Biol. Abt. III, 1903; Z. f. Pfl. 1905. Lüstner (s. 34). **169.** Sorauer 558. Sorauer-Lindau 253, 265. Vuillemin, Revue mycol. 1892. Prillieux, Bull. Soc. myc. Fr. 1892. **170.** Vgl. z. B. Sorauer 663. **171.** Sorauer 394. **172.** Eriksson u. Henning, Die Getreideroste 1896. **173.** Eriksson, D. B. G. XII, 1894; Z. f. Pfl. 1894; Archiv f. Bot. 1908; Getreideroste 1896. Gesamtdarstellung in Klebahn, Wirtsw. Rostp. **174.** Stäger, B. Z. 1903; Cbl. Bakt. 1905. 1907. **175.** Neger, Flora 1902. Steiner, Cbl. Bakt. 1908. Salmon, Ann. myc. 1905 u. frühere Arb. Reed, Bull. Torr. Bot. Club 1909 u. früh. Arb. **176.** Eriksson, Jahrb. wiss. Bot. XXIX (s. auch 174). **177.** Freeman u. Johnson, U. S. Dep. Agr. Bull. 126. 1911. **178.** Tranzschel, Trav. Mus. Bot. Acad. St. Pétersb. 1906. **179.** Klebahn, Z. f. Pfl. 1912 u. frühere. **180.** Klebahn, Z. f. Pfl. 1907 u. frühere. **181.** Klebahn, Wirtsw. Rostp. 78. **182.** de Vries, Arten u. Varietäten 1906, 21. **183.** Über rostempfängl. Getreidesorten s. z. B. Eriksson u. Henning (172). **184.** Biffen, Journ. Agric. Science I, 1905. II, 1907. **185.** Klebahn, Wirtsw. Rostpilze 1904. **186.** Örsted, B. Z. 1865; K. Dansk. Vid. Selsk. Skrift. 1868. **187.** Klebahn, D. B. G. 1888. **188.** de Bary, Monatsbl. Akad. Berlin 1865. **189.** Woronin u. Nawaschin, Z. f. Pfl. 1896. **190.** Klebahn, Jahrb. wiss. Bot. XLI, 1905, s. auch Brefeld, Unt. XII. **191.** Klebahn, Wirtsw. Rostp. 88. **192.** Hartig, Lehrb. 12. **193.** S. Engler-Prantl I, 1, 1897. Jahn, D. B. G. 1901 u. spätere. **194.** Woronin, Jahrb. wiss. Bot. XI.

Nawaschin, Flora 1899. **195.** Maire u. Tison, Ann. mycol. IX, 1911. **196.** Erwin F. Smith, Bacteria in relation to plant diseases I, 1905. Migula, System d. Bakt. 1897. **197.** Kohlbraunfäule: Smith, Bull. 29, U. S. Dep. Agr.; Cbl. Bakt. III, 1897. Z. f. Pfl. 1898. Hecke. Ztschr. landw. Versuchsw. Öst. 1901. 1902. Corn-wilt: Smith, Science XVII, 1903. **198.** Busse, Arb. Biol. Abt. IV, 1905. **199.** Klebahn, Kr. d. Flieders. **200.** Smith, Cbl. Bakt. I, 1895. VII, 1901. **201.** Klebahn, Z. f. Pfl. 1910. **202.** Rübenschwanzfäule: Busse, Z. f. Pfl. 1897. Hyazinthenkr.: Smith, Bull. 26, 1901, U. S. Dep. Agr. Zuckerrohrkr.: Smith, Cbl. Bakt. 1904. Olivenkrebs: Prillieux, Ann. Inst. agrom. Nancy 1890. Efeukrebs: Lindau, Z. f. Pfl. 1894. Eschenkrebs: Noack, Z. f. Pfl. 1893. **203.** Goethe, Mitt. üb. d. schwarz. Brenner u. d. Grind der Reben, Berlin 1878. Smith, Bull. 213, U. S. Dep. Agr. 1911. Cbl. Bakt. XXXIV, 1912, 394. **204.** Smith, Bact. in relation to plant diseases (vgl. 196). **205.** Sorauer-Lindau 475. v. Tubeuf 557. **206.** S. bes. Heinricher, Jahrb. wiss. Bot. XXXI — XLVII. **207.** v. Tubeuf, Nat. Z. F. L. 1907. Heinricher ebenda. **208.** Solms-Laubach, Jahrb. wiss. Bot. VI. Koch, Die Klee- und Flachsseide 1880; Entwicklungsgeschichte der Orobanchen 1887. Lathraea: Heinricher, Sitzungsb. Akad. Wien 1892; Pflanzenpathol. Wandtafeln III, 1908. Balanophoraceen: Heinricher, Sitzungsb. Akad. Wien 1907. Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfam. III, 1, p. 241. Rafflesiaceen: Engler-Prantl III, 1, p. 274. **209.** Schacht, Zeitschr. Verein. Rübenzuckerindustrie 1859. Schmidt das. 1871. Kühn, Ztschr. landw. Centralverein Pr. Sachsen 1870. 1871. 1875. Vaňha u. Stoklasa, Die Rüben-Nematoden 1896. Jakobi, Hollrung, Kühn. Flugbl. 11, Biol. Abt. Ritzema-Bos, Arch. Teyler III, 1888. Z. f. Pfl. 1903. **210.** Nypels, Ann. Soc. Belg. Micr. XXIII, 1899. Jakobi, Flugbl. 18, 1903, K. Biol. Anst. **211.** Ritzema-Bos, Z. f. Pfl. 1893. 1902. Marcinowski, Mitt. Biol. Anst. 1908. 1909. **212.** Prillieux, Journ. soc. nat. Hortic. III, 1881. **213.** C. Müller, Landw. Jahrb. XIII. Frank, das. XIV; D. B. G. 1884. Stone u. Smith, Hatch Exp. Stat. Bull. 55, 1898. Atkinson, Alabama Agr. Exp. Stat. Bull. 9, 1889. **214.** Ritzema-Bos, Z. f. Pfl. 1891. **215.** Davaine, Compt. rend. XLI, 1855. XLIII, 1856. Prillieux, Ann. Inst. nation. agron. IV, 1882. **216.** Kühn (s. 209). **217.** Marcinowski (s. 211). **218.** Sorauer-Reh 87 ff. v. Hanstein, Z. f. Pfl. 1902. **219.** v. Tubeuf, Nat. Z. L. F. III, 1904. **220.** Sorauer-Reh 106 ff. Appel u. Börner, Arb. Biol. Anst. IV, 1905. **221.** Eig. Beob. **222.** Frank III, 92, 240 usw. **223.** Rörig, Ber. physiol. Lab. Versuchsanst. landw. Inst. Halle X, 1893; Flugbl. 9, Biol. Abt. 1901; Mitt. Kais. Wilh.-Inst. Bromberg I, 1910. Halmfliege: Sorauer-Reh 412. **224.** Sorauer-Reh 136. **225.** Frank III, 135. Büsgen, Jenaische Ztschr. XXV, 1891; Biol. Centralbl. XI, 1891. Woods, Bull. 19, U. S. Dep. Agr., Div. veget. Phys. and Path. 1900. **226.** Büsgen l. c. Bonnier, Compt. rend. 1896. **227.** Frank III, 173. **228.** Reblaus: Frank III, 147 (dort Lit.). **229.** Lachnus: Hartig, Unt. I. Blutlaus: Prillieux, Bull. soc. bot. France 1875. Frank III, 167. **230.** Eig. Beob. **231.** Sorauer-Reh 217 ff. **232.** Küster, Gallen d. Pfl. 1911. **233.** Küster, Path. Pflanzenanat. 192 ff **234.** Küster 65. **235.** Frank III, 44 (ält. Lit.). Küster, Path. Pfl. 110; Gallen 215 usw. Sorauer-Reh 116 ff. **236.** Küster, Path. Pfl. 118. **237.** Küster 132. **238.** Küster 136, 195 ff. **239.** Frank III (Beispiele nach Erregern und nach Symptomen geordnet). **240.** Sorauer, Handb. 1. Aufl. 169. Berlese, Riv. patol. veg. I, 1892. Singerland, Cornell Univ. Agr. Exp. Stat. Bull. 61, 1893. **241.** Küster, Path. Pfl. 197; Gallen d. Pfl. 156. **242.** (s. 229.) **243.** Küster,

Path. Pfl. 210. **244.** Nach Küster, Path. Pfl. 213 ff. **245.** Küster, Gall. 164 usw. **246.** Küster, Path. Pfl. 224 ff. **247.** Küster, Gall. 85, 131. **248.** Sorauer 669. **249.** Beijerinck, Verh. Akad. v. Wetensch. Amsterdam 1898. **250.** Sorauer 669. **251** Baur, Sitzungsb. Akad. Berlin 1906. D. B. G. XXIV, 1906. **252.** Baur, D. B. G. XXV, 1907. **253.** Erw. F. Smith, Bull. 4, 1893 u. Farmers' Bull. 17, 1894, U. S. Dep. Agr. **254.** Iwanowski, Z. f. Pfl. 1903. Koning, Z. f. Pfl. 1899. Woods, Bull. 18, U. S. Dep. Agr., 1902. Westerdijk, Mededeel. Phytopath. Lab. W. C. Scholten, Amsterdam 1910. Hunger, Z. f. Pfl. 1905; Vlaamsch natuur- en geneesk. Congres, Gent 1906, s. Bot. Jahresber. 1907, 476. **255.** Masters, Vegetable Teratology 1869. Penzig, Pflanzenteratologie 1894. Moquin-Tandon, Pflanzenteratologie 1842. Frank III, 323 ff. **256.** de Vries, Arten u. Varietäten 1906, 209 ff., 281 ff. **257.** Klebahn, Z. f. Pfl. 1905, dort Lit. **258.** de Vries, D. B. G. XII, 1894, 31; Arten u. Var. p. 246. **259.** de Vries, Jahrb. wiss. Bot. XXIII, 1891. **260.** Eig. Beob. **261.** Eig. Beob., s. de Vries, Arten u. Var. 251, Fig. 24. **262.** Klebahn, D. B. G. 1888. de Vries, Jahrb. wiss. Bot. XXIII. **263.** Arten u. Var. 209. **264.** Arten u. Var. 226. **265.** Eig. Beob. **266.** (s. 56) Sorauer 343. **267.** Arten u. Var. 298. **268.** Arten u. Var. 281. **269.** Sorauer 671. Timpe, Beitr. z. Kenntn. d. Panachierung, Diss. Göttingen 1900; Jahrb. Hamburg. Wiss. Anst. XXIV, 1906.

Sachregister